

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**

**FACULTAD DE BIOLOGÍA**  
**Departamento de Zoología y Antropología Física**



**ECOLOGÍA DEL GATO MONTÉS (“FELIS SILVESTRIS”)  
Y SU RELACIÓN CON EL CONEJO DE MONTE  
 (“ORYCTOLAGUS CUNICULUS”)**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR  
PRESENTADA POR**

**Jorge Lozano Mendoza**

Bajo la dirección del doctor  
Emilio Virgós Cantalapiedra

**Madrid, 2008**

- **ISBN: 978-84-692-1760-3**

# **Ecología del Gato montés (*Felis silvestris*) y su relación con el Conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*)**



**JORGE LOZANO MENDOZA**



Facultad de Biología  
Universidad Complutense de Madrid

**TESIS DOCTORAL  
2008**





DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA  
Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA

FACULTAD DE BIOLOGÍA

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

**Ecología del Gato montés (*Felis silvestris*) y su relación  
con el Conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*)**

Memoria presentada por Jorge Lozano Mendoza para optar al grado de  
Doctor en Ciencias Biológicas

Dirigida por Emilio Virgós Cantalapiedra, Profesor Titular del  
Departamento de Biología y Geología de la Universidad Rey Juan Carlos

**El Doctorando**

**Vº Bº del Director**

Jorge Lozano Mendoza

Emilio Virgós

Marzo 2008



# **Ecología del Gato montés (*Felis silvestris*) y su relación con el Conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*)**

**JORGE LOZANO MENDOZA**

Fotos de la Portada:

Ejemplar de gato montés (Autor: Aurelio F. Malo)

Excremento de gato montés y hábitat de la especie (Autor: Jorge Lozano)



## ÍNDICE

<b>Agradecimientos</b>	<b>1</b>
<b>Estructura de la Tesis</b>	<b>8</b>
<b>Introducción</b>	<b>10</b>
1. Una especie mal conocida	11
2. Aspectos generales	12
2.1. Descripción física	12
2.2. Origen evolutivo	15
2.3. Posición taxonómica	16
2.4. Distribución geográfica	20
2.5. Uso del espacio y el tiempo	22
2.6. Organización social y comportamiento	24
2.7. Biología reproductiva	27
3. El hábitat del gato montés	28
4. Ecología trófica	31
5. Estado de conservación	34
5.1. Tendencias de población	34
5.2. Principales amenazas	35
6. Bibliografía	40
 <b>Objetivos</b>	 <b>54</b>
 <b>Capítulo 1. Importancia de los mosaicos de matorral – pastizal para los gatos silvestres en un área mediterránea: implicaciones para la conservación del Gato montés (<i>Felis silvestris</i>)</b>	 <b>56</b>
Resumen	57
Abstract	58
Introduction	58
Methods	60



Results	64
Discussion	68
Acknowledgements	70
References	70
 <b>Capítulo 2. Cambio de dieta de roedores a conejos (<i>Oryctolagus cuniculus</i>). ¿Es el Gato montés (<i>Felis silvestris</i>) un depredador especialista?</b>	 <b>73</b>
Resumen	74
Abstract	75
Introduction	75
Methods	76
Results	77
Discussion	79
Acknowledgements	80
References	80
 <b>Capítulo 3. Patrones biogeográficos en la dieta del Gato montés, <i>Felis silvestris</i> Schreber, en Eurasia: factores que afectan a la diversidad trófica</b>	 <b>82</b>
Resumen	83
Abstract	84
Introduction	84
Material and Methods	85
Results	87
Discussion	89
Acknowledgements	91
References	91
Appendix 1 and 2	93

<b>Capítulo 4. El incremento de las especies de caza mayor en áreas mediterráneas: ¿Se encuentra el Gato montés (<i>Felis silvestris</i>) bajo una nueva amenaza?</b>	<b>94</b>
Resumen	95
Abstract	96
Introduction	96
Material and Methods	97
Results	99
Discussion	100
Acknowledgements	102
References	102
 <b>Capítulo 5. Tendencias poblacionales del Gato montés (<i>Felis silvestris</i>) en España central: ¿Existe alguna relación con las características del paisaje o con la dinámica poblacional del Conejo (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)?</b>	 <b>105</b>
Resumen	106
Introducción	106
Material y Métodos	108
Resultados	111
Discusión	115
Agradecimientos	118
Bibliografía	118
 <b>Discusión</b>	 <b>124</b>
<b>Conclusiones</b>	<b>130</b>

## AGRADECIMIENTOS

Hace ya mucho tiempo, en una región azotada por las aguas orientales del mar Egeo, en la costa jónica, a alguien se le ocurrió pensar por primera vez, a la sombra de los templos de mármol de la poderosa ciudad-estado de Mileto, que en realidad todo cuanto acontecía en el Universo se encontraba regulado por principios o leyes establecidas, y que además la razón humana era capaz de descubrirlas y comprenderlas a través de la observación y la reflexión. La revolucionaria idea del gran filósofo Tales constituyó, de hecho, la semilla y la guía de toda la Ciencia moderna, aunque ésta tardaría aún en crecer y desarrollarse.

Pero durante los más de 2.700 años que transcurrieron desde entonces, muchos han sido los que maravillados por el mundo natural, llevados por la curiosidad intelectual y por las emociones que suscita cada nuevo descubrimiento, se han dedicado a investigar los excitantes misterios que la Naturaleza nos ofrece y a crear conocimiento, a menudo teniendo que superar obstáculos de todo tipo y a costa no pocas veces del propio bolsillo (como desde luego es mi caso), cuando no incluso de la propia vida. Con todo, es mucho lo que los científicos de hoy les debemos a los grandes pensadores del pasado, haciéndonos herederos de una gran tradición surgida en los tiempos de la antigua Grecia. Vaya desde aquí mi más expreso reconocimiento a todos ellos.

Pero, ¿por qué dedicarse a la biología y, particularmente, al estudio de cómo interaccionan los animales con su entorno? ¿Por qué inmiscuirse descaradamente en la vida privada de los gatos monteses cuando, por ejemplo, podría haberme dedicado con ilusión a la búsqueda de fascinantes objetos en la profundidad del cosmos, a intentar comprender la sorprendente física cuántica, o a excavar en los restos milenarios de una civilización perdida?

La razón fundamental quizá sea también biológica, y podría a lo mejor encontrarse con el concepto de impregnación del que hablaba Konrad Lorenz, el padre de

la Etología: muy posiblemente no sea casualidad que uno de los recuerdos más antiguos que soy capaz de evocar sea, precisamente, el aullido de un lobo y las siluetas de los cánidos frente a un sol naranja que se recortaba en el horizonte, justo al finalizar uno de los capítulos de la serie ibérica de *El Hombre y la Tierra*. Yo era muy pequeño, y recuerdo además que observaba las imágenes medio escondido debajo de la mesa del comedor, aunque más que asustado creo recordar que andaba jugueteando y, al mismo tiempo, asombrándome de lo que veía y oía. Ciertamente, desde muy niño Félix Rodríguez de la Fuente, el “Amigo de los Animales”, dejó una impronta imborrable en mi cerebro. Algo más mayor, cursando 8º de EGB, descubrí que un amigo y vecino tenía la enciclopedia “Fauna Mundial”, también de Félix, y me la leí entera por primera vez, antes de que mis padres me la comprasen posteriormente un feliz día en la feria del libro de ocasión. Así pues la cosa está clara: por Félix Rodríguez de la Fuente quise estudiar biología, especializarme en zoología y defender la Naturaleza. Esta Tesis es en gran medida, por tanto, una consecuencia de su magna obra televisiva y literaria. Por siempre mi respeto y profunda admiración.

Además, y afortunadamente, mis abuelos paternos eran de un pueblecito de Madrid, cerca ya de Toledo, y de pequeño pasábamos largas temporadas en él, en una época en que prácticamente todo era campo, las calles estaban sin asfaltar, la vida cotidiana era totalmente rural, y en las grandes fincas de caza ni siquiera existían aún los perjudiciales vallados cinegéticos de hoy en día. Con mis amigos del pueblo (especialmente con los más montunos, Jorge y Guillermo) me internaba frecuentemente en el encinar y matorral mediterráneo, el más representativo del centro peninsular, y disfrutaba así directamente de la Naturaleza, aprendiendo muchas cosas interesantes. Más adelante seguiría saliendo al campo de otra manera, gracias a unos prismáticos (que aún conservo y utilizo), que mis padres trajeron de Canarias y me regalaron siendo yo un adolescente.

Por otra parte, y aunque nunca tuve animales en casa, las estancias en el pueblo durante mi infancia también me permitieron disfrutar de la compañía de dos amigos muy especiales, que vivían en casa de mi querida tía “Vito”: una perrita la mar de cariñosa

llamada Jabatilla, que llegó a vivir muchísimos años, y el que es para mí el gato más fantástico de cuantos he conocido: Saleri. Un macho precioso, grande, de muy bonito pelaje, al que conocimos de cachorrito y con el que jugamos muchos años. Un gato que a veces parecía un perro por las cosas que hacía, cosas verdaderamente sorprendentes, pero que mantenía su actitud felina y desde luego no le temblaba el pulso a la hora de repartir zarpazos cuando lo creía conveniente, a pesar del mucho cariño que nos teníamos. En fin, amigo Saleri, ¿quién hubiera dicho que me dedicaría a estudiar a tus primos salvajes? Sin duda estos inigualables compañeros ayudaron a consolidar mi amor y fascinación por todos sus parientes animales. Así que gracias también a ellos.

Y de ahí a la universidad, pasando por colegio e instituto, donde también otras personas, entre ellas varios profesores, me enseñaron mucho sobre la Naturaleza y la biología. Dado que “Dios los cría y ellos se juntan”, en la universidad encontré rápidamente grandes amigos que tenían inquietudes y gustos muy parecidos, por lo que la conspiración naturalístico-científica (si se me permite la licencia) no podía tardar. En la clase de la absurda y a todas luces inútil asignatura de Matemáticas de primer curso coincidí con Jorge G. Casanovas, con quien a partir de ese momento compartiría grandes e inteligentes conversaciones tanto en la facultad como en el campo. Además, él me presentó a quien sería otro gran amigo y a la sazón director de mi Tesis, Emilio Virgós. Me uní pronto a sus excursiones campestres y así también me introduje en el apasionante mundo del rastreo de mamíferos, especialmente de carnívoros. Sobre todo Jorge, que tenía ya mucha experiencia en el tema, fue quien me explicaba cómo reconocer los excrementos de unas especies y otras, y aún recuerdo con nitidez la letrina de tejón “de libro” que descubrió y me enseñó, al borde de una valla de piedra en Braojos. De Emilio podría decir muchas cosas y todas buenas, destacando quizá su extraordinaria calidad humana, pero a diferencia de otros ha sido él quien me enseñaría con el tiempo todo lo relacionado en la práctica con el quehacer científico. A ambos, por supuesto, estaré eternamente agradecido.

Y un buen día, mientras comíamos un bocadillo sentados en mitad de la dehesa de Manzanares, a la sombra de los fresnos, surgió de una conversación sobre lo poco que

estaba estudiado el gato montés el proyecto que se convertiría poco a poco en el conjunto de trabajos que conforman esta Tesis, además de varios otros. Contándole lo que teníamos pensado hacer a otro compañero de clase con quien me llevaba especialmente bien, Daniel L. Huertas, y en el interior de un vagón de metro si mal no recuerdo, este hombre decidido, emprendedor y enamorado de la fauna, no se pensó dos veces apuntarse al carro. Lo mismo sucedió con Aurelio F. Malo, un absoluto apasionado de la vida salvaje. Y así nació el “Equipo Gato”, con sus flamantes cinco miembros, y el inicio del proyecto de profundizar en la ecología del gato montés, al tiempo que nos divertíamos y fortalecíamos nuestra amistad. Otra gente se venía con nosotros de vez en cuando, dando color y más alegría si cabe a las salidas, lo cual también es de agradecer.

Pero sin Dani ni Aurelio seguramente esto no habría sido posible. Qué grandes jornadas, amigo Dani, qué días inolvidables pasamos juntos en el campo viajando en la ranchera de tu padre. Cuántos buenos y divertidos momentos hemos compartido. Y qué decirte a ti, Aurelio, espíritu hermano, con quien además compartí aventuras tropicales en Bolivia, Guinea Ecuatorial y República Dominicana (además de en Escocia). De hecho, si definiendo la Tesis es también porque al final hice caso de tu sabio consejo, aquel que me diste en nuestro retiro dominicano en la blanca casa de Cabrera, cuando me propusiste que “dejara de leer tantos libros y dedicara el tiempo a terminar la tesis, que ya tendría tiempo después...”. Tantas cosas que agradeceros, amigos míos, y tan sumamente limitadas las palabras...

Al igual que todos los seres vivos, también el “Equipo Gato” interaccionó, sobre todo en sus etapas finales, con otras “especies”: el galanteo con el “Equipo Tejón” dió lugar a más amistades, y colaboraciones importantes. Así, Julián G. Mangas propició y participó en un trabajo importante en el actual Parque Nacional de Monfragüe. Y una adquisición de última hora, pero no menos importante, llegó desde lo que podría denominarse también “Equipo Conejo”. Sara Cabezas, gran amiga y compañera de trabajo, defensora del medio natural donde las haya, y profunda experta de las especies de caza menor, ha realizado una contribución más que notable a esta Tesis, por muchos motivos, además de colaborar también conjuntamente en otros trabajos. Gracias de todo

corazón, Sara. Y gracias por tu participación también a ti, Marcos, y al resto del “Equipo de Granadinos”, por vuestra amistad e interés particular por el gato montés.

Otros muchos amigos han contribuido, a través de sus ánimos, de su constante apoyo, de su interés en mi trabajo, a que la Tesis finalmente pueda ver la luz. Sin las risas permanentes en casa de Estrella y Andrés hubiera sido más difícil sobrellevar tanta carga de trabajo. Allá nos hemos ido reuniendo todos los amigos del ámbito biológico, en memorables sesiones de debate y esparcimiento, acompañadas de ricas viandas y buen vino. Perdonar que no os nombre a todos, amigos, pero sois todos y sabéis quiénes sois. A todos mi más sincera gratitud, por estar ahí. Y aunque ya no está ahí, porque nos la comimos entre todos, gracias también a la tarta de tomate de Estrella, pues las energías que obtuve con ella fueron bien empleadas (espero que haya más próximamente).

Lo mismo puede decirse de mis amigos no biólogos, mis grandes amigos del instituto y del barrio donde vivo. Hemos compartido mucho y durante muchos años. Hemos hecho cosas realmente interesantes, también nos hemos divertido y todo ha ayudado igualmente a mi formación como científico. De hecho, gran parte de mi entrenamiento en el pensamiento crítico se realizó fuera del ámbito estrictamente biológico, pero como es evidente aprender a ejercitar bien las neuronas ayuda después en todos los órdenes de la vida, y desde luego las actividades, debates y experiencias con mis amigos en el barrio y otros lugares han contribuido sin duda a que esta Tesis sea mejor de lo que hubiera sido. Tampoco os nombraré a todos, pero también sois todos y sabéis perfectamente quiénes sois. Os agradezco profundamente vuestra sincera amistad.

Por supuesto absolutamente toda mi familia me ha apoyado desde siempre en mi carrera y todos han soportado las rarezas de este bichólogo de vocación que escribe las presentes líneas. Mi padre nos abandonó demasiado pronto, yendo a donde el “Amigo Félix” y otros muchos puedan estar, así que le tocó sobre todo a mi madre aguantar las extrañas cosas que hacía su hijo. Desde luego, sin su constante ayuda y soporte esta Tesis hubiera sido imposible de realizar. La verdad es que tengo una familia magnífica, que además va en aumento, así que mamá, hermanos, tíos, primos, parejas respectivas,

sobrinos varios y familiares desaparecidos, gracias de verdad por haber sido y ser tan estupendos.

A pesar de predicar Aristóteles que nosotros éramos el “animal racional”, resulta que nos estamos dedicando a destruir todas las maravillas de las que se enamoraron los sabios de todos los tiempos, con el agravante de que lo sabemos y hacemos bastante poco para evitarlo. Además, en último término la destrucción de la Naturaleza (manifestada en la forma de un cambio climático global y en el agotamiento de los recursos naturales) significará la destrucción de la propia sociedad humana, ya que nunca hemos dejado de depender de ella, lo cual desde luego no parece demasiado racional. Extraña y contradictoria especie la nuestra (o quizá no tanto, y no dejamos de comportarnos, al fin y al cabo, como lo que somos, meros y simples animales). Afortunadamente hay gente que se dedica a luchar contra esta irracional destrucción de los seres vivos y del sistema de soporte vital del planeta, los ecosistemas, y tengo la suerte de compartir durante estos últimos años el trabajo conservacionista con un grupo extraordinario: mis queridos compañeros de la Sociedad Española de Ornitología (SEO/BirdLife). A todos ellos gracias por su importante y necesaria labor, por su apoyo personal y por su amistad. Espero que entre todos podamos frenar, si es posible, la alocada carrera de la humanidad hacia el suicidio colectivo, y salvar por su propio bien la Naturaleza.

Por último, deseo expresar en primer lugar mi gratitud a Javier de Miguel, profesor de zoología en la Universidad Autónoma de Madrid, que sin tener de mi más que unas vagas referencias y sin conocer en profundidad mi proyecto de Tesis, accedió rápida y cordialmente a plasmar su firma en una solicitud de beca predoctoral que ofertaba la Comunidad de Madrid. Realmente es un placer encontrar aún docentes bien dispuestos y de espíritu animoso incluso con quien no conocen de nada. Gracias Javier, profesores como tú son necesarios, a pesar de que la beca no fue concedida (así pues, no será gracias a la política científica de la Comunidad de Madrid por lo que esta Tesis ha podido presentarse).



Y en segundo lugar, debo expresar también mi más sincero agradecimiento a la Universidad Complutense de Madrid, y a la Facultad de Biología, por la concesión de dos becas consecutivas del 5% de doctorado, durante los cursos académicos de 2000/2001 y 2001/2002, que ayudaron a aliviar la carga económica de los estudios de tercer ciclo y contribuyeron así a hacer posible la realización de la presente Tesis Doctoral. Gracias por evaluar con objetividad mi currículum y mis méritos personales, pues hasta el momento esta institución ha sido de las pocas que lo han hecho.

## ESTRUCTURA DE LA TESIS DOCTORAL

La presente Tesis consta de los siguientes apartados: una **Introducción** a la especie objeto de estudio y al estado de la cuestión, redactada en castellano; los **Objetivos** del estudio redactados en castellano; cinco **Capítulos Temáticos**, de los cuales cuatro (capítulos 1 al 4) se presentan en formato publicaciones, tal y como fueron publicados por las revistas internacionales correspondientes, y por lo tanto escritos en inglés, aunque acompañados de sus respectivos **resúmenes** en castellano, y un último capítulo (capítulo 5) escrito en castellano y presentado en formato de artículo científico en consonancia con los capítulos anteriores; una **Discusión** integradora de los cinco capítulos temáticos, escrita en castellano; y, finalmente, las **Conclusiones** principales obtenidas en la Tesis redactadas igualmente en castellano.

“Por otro lado, los ignorantes ni aman la sabiduría ni desean hacerse sabios, pues en esto precisamente es la ignorancia una cosa molesta: en que quien no es ni bello, ni bueno, ni inteligente se crea a sí mismo que lo es suficientemente. Así, pues, el que no cree estar necesitado no desea tampoco lo que no cree necesitar.”

PLATÓN

“¿Qué otra cosa sino el diente del lobo cinceló tan finamente los miembros alados del antílope? ¿Qué sino el miedo dió alas a los pájaros, y el hambre ojos como joyas a la cabeza del azor?”

Robinson Jeffers

*A mis Padres*

*y a la memoria de  
Félix Rodríguez de la Fuente*

# INTRODUCCIÓN

---

## 1. Una especie mal conocida

El gato montés (*Felis silvestris* Schreber, 1775) es un mamífero carnívoro de tamaño medio del cual, desde un punto de vista científico, se ha sabido bastante poco hasta años muy recientes. El escaso conocimiento que en general se ha tenido sobre la especie se debe probablemente al hecho, por un lado, de que gran parte de la información obtenida en trabajos antiguos se encuentra muy dispersa, no publicada en revistas científicas, y de difícil adquisición (Stahl y Artois, 1991); por otro lado, hasta comienzos de los años 90 la mayor parte de la bibliografía disponible sobre la biología del gato montés se encuentra escrita en francés, alemán y lenguas eslavas, dificultando seguramente la difusión del conocimiento entre la comunidad científica internacional, que usa predominantemente el idioma inglés. También es posible que la escasez de gatos monteses en muchos lugares de su área de distribución original, y el relativamente reducido número de investigadores que se dedicaron a su estudio, contribuyeran igualmente a perpetuar el importante grado de ignorancia existente sobre su biología.

Un ejemplo tanto de la predominancia durante las últimas décadas de la llamada “literatura gris”, como del uso preferente de bibliografía en inglés, es la cita repetida (y casi obligada) en todos los trabajos de ecología y comportamiento del gato montés de una tesis doctoral realizada en Escocia (Corbett, 1979) de la cual no llegó a publicarse nada en revistas internacionales a pesar del innegable valor y calidad de los datos allí recogidos. Otras fuentes bibliográficas que estudian los mismos o parecidos aspectos de la biología de la especie con igual calidad, pero redactadas en otras lenguas, han sido y siguen siendo en general claramente menos citadas (véase Stahl, 1986), cuando no completamente ignoradas. Esto es especialmente cierto para trabajos publicados en alemán, como el de Haltenorth (1953), o en distintas lenguas eslavas (véase una recopilación importante de estos trabajos en Stahl y Leger, 1992).

Gran parte de la literatura existente hasta el momento y de los datos relevantes disponibles sobre la ecología del gato montés fueron recopilados y publicados en francés a principios de la década de los 80 (Schauenberg, 1981), por lo que el problema de la dispersión de información, al menos sobre aspectos ecológicos, pudo ser paliado en cierta medida. Sin embargo, la mayor y más completa revisión sobre todos los aspectos conocidos de la biología de la especie se realizó una década más tarde y se

encuentra, escrita también en francés, en el capítulo correspondiente de la Enciclopedia de los Carnívoros de Francia (Stahl y Leger, 1992).

Las revisiones siguientes, aunque mucho menos detalladas, incorporaron los aspectos más novedosos y se escribieron ya en inglés: así la realizada por el Grupo de Especialistas en Félidos de la Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza (Nowell y Jackson, 1996), y la más reciente de todas, escrita por Sunquist y Sunquist (2002). En general las revisiones incluyen en conjunto prácticamente toda la bibliografía existente, y se ha vuelto habitual así entre los estudiosos del gato montés citar antes las distintas revisiones bibliográficas que ciertas fuentes originales.

Como quiera que sea, durante los últimos años se han publicado en revistas internacionales bastantes trabajos sobre gato montés, prácticamente todos escritos ya en inglés, utilizando además las más modernas técnicas y metodologías, haciendo avanzar considerablemente el precario conocimiento que teníamos sobre la especie y dejando así un tanto desfasadas las últimas revisiones, que siguen siendo no obstante un referente importante. Pero a pesar del reciente progreso realizado, fundamentalmente en genética, filogenia, morfología y ecología, muchos aspectos básicos de la biología del gato montés siguen siendo escasamente conocidos (como la dinámica de poblaciones, sus relaciones demográficas con otras especies, la distribución detallada en grandes áreas geográficas o su biología reproductiva), por lo que es necesaria todavía una importante labor de investigación sobre la especie (Stahl y Artois, 1991; Council of Europe, 1993; Nowell y Jackson, 1996).

## **2. Aspectos generales**

### **2.1. Descripción física**

El gato montés tiene la apariencia de un gato doméstico atigrado de tamaño grande, aunque con menos rayas y menos conspicuas que el doméstico (Stahl y Leger, 1992; Sunquist y Sunquist, 2002). Es un gato robusto, con patas relativamente cortas y una cabeza ancha, voluminosa. Destacan los bigotes densos y de apariencia caída, así como unas orejas bien distanciadas entre sí, que a veces también aparecen plegadas

sobre la cabeza. El rostro es relativamente plano, y el hocico de color carne. El pelaje es en general pardo-grisáceo (variable según las condiciones climáticas, véase también Kitchener, 1991), con diversas rayas negras distribuidas por cabeza, cuello y extremidades. Una conspicua línea dorsal negra recorre la columna vertebral desde la zona cervical hasta la lumbar, acabando bruscamente antes del comienzo de la cola. Esta última es larga y ancha, acabada en una borla redonda y negra. La cola puede presentar de tres a cinco anillos negros, más o menos marcados.

A pesar de que los ejemplares melánicos son habituales en otras especies de félidos, son escasas y dudosas las citas de gatos monteses melánicos capturados en Europa (Kitchener, 1995; Nowell y Jackson, 1996), y parece que casi todos los gatos silvestres de color negro (como los gatos “Kellas” de Escocia, o los antiguamente pretendidos *Felis daemon* del Cáucaso) son individuos “híbridos”, es decir, con mayor o menor porcentaje de alelos de gato doméstico y gato montés, presentes en el genotipo por introgresión (Kitchener y Easterbee, 1992).

Además de este carácter, otros aspectos del pelaje como la extensión de la línea dorsal o la distribución diferencial de rayas, puntos y manchas, así como la forma del extremo de la cola, pueden distinguir si aparecen en determinadas combinaciones a los gatos monteses puros tanto de los domésticos como de aquellos individuos que presentan introgresión (Ragni y Possenti, 1996; Beaumont *et al.*, 2001; Kitchener *et al.*, 2005; Ballesteros-Duperón *et al.*, en prep). Así por ejemplo, una línea dorsal que se continúa por la cola y un extremo puntiagudo de esta, en vez de redondeado, serían claros indicadores de la presencia de alelos procedentes de gato doméstico.

Comparado con otras especies de carnívoros, el gato montés es un depredador de tamaño medio. La longitud media para cabeza y cuerpo rondaría los 560 mm, con una cola algo mayor que la mitad de esa longitud, promediando alrededor de 310 mm (Kitchener, 1991). El peso varía en general entre los 2 kg y los 7 kg, presentando los machos una media de 5 kg y las hembras de 3,5 kg (Kitchener, 1991; Petrov, 1994). No obstante, se han registrado casos de individuos en Rumanía y la antigua Checoslovaquia que llegaron a pesar hasta 8 kg, lo que se considera como medidas excepcionales (Sunkist y Sunkist, 2002). En el caso de la Península Ibérica, una muestra de 25 gatos monteses (heterogénea en sexo y clases de edad) estudiados en Navarra, arrojaron un

peso medio de 3,36 kg, oscilando entre los 1,61 y los 6,5 kg (Urra, 2003). Para 24 gatos monteses, este autor determinó también que la longitud media de cabeza y cuerpo fue de 531 mm, mientras que la longitud media de la cola fue de 294 mm.

El cráneo del gato montés tiene la apariencia típica del cráneo de un felino: globoso, redondeado, de mandíbulas cortas y amplios arcos zigomáticos, que permiten una potente mordedura (Stahl y Leger, 1992; Kitchener, 1995). La fórmula dentaria del gato montés adulto es I: 3/3 C: 1/1 PM: 3/3 M: 1/1. El cráneo del gato montés europeo es algo más ancho en su parte anterior que el de los monteses africanos y asiáticos, los dientes son más pequeños que los que éstos presentan, y los huesos nasales tienen una forma ligeramente distinta (véase Yamaguchi *et al.*, 2004a). La longitud total del cráneo puede variar entre 78,5 mm y 113 mm, con una media en los gatos europeos de alrededor de 96 mm (Stahl y Leger, 1992; Yamaguchi *et al.*, 2004b).

En la Península Ibérica, datos de 70 cráneos procedentes de la región sur arrojaron una media para la longitud total del cráneo de 96,61 mm para los machos, y de 90,25 mm en el caso de las hembras, con una media conjunta alrededor de 93,5 mm (Fernández *et al.*, 1992). La capacidad craneana varía entre 31 cm<sup>3</sup> y 52 cm<sup>3</sup>, siendo mayor que la del gato doméstico (entre 20 cm<sup>3</sup> y 35 cm<sup>3</sup>).

Schauenberg (1969) calculó un índice craneal, dividiendo la longitud total del cráneo por la capacidad craneana, para poder distinguir entre cráneos de gatos monteses y domésticos: un cráneo con un índice mayor de 2,75 pertenecería a un gato doméstico. Sin embargo este índice no es capaz de discriminar los gatos “híbridos” (Kitchener y Easterbee, 1992), por lo que se han desarrollado otras técnicas diferentes que combinan un mayor número de variables distintivas existentes en la anatomía interna de los gatos (French *et al.*, 1988; Daniels *et al.*, 1998). Por ejemplo, las líneas de sutura de los huesos parietales del cráneo del gato montés son sinuosas, no así en el caso del gato doméstico; y la mandíbula del gato montés presenta un proceso angular desarrollado (que permite que las mandíbulas se sostengan sin caerse apoyadas sobre su zona posterior, al tener alineados todos los procesos), a diferencia del gato doméstico (Kitchener, 1995; Yamaguchi *et al.*, 2004a,b).



Otra diferencia interna interesante es la longitud del intestino, más corto en el caso del gato montés, variable que también ha permitido desarrollar técnicas discriminantes (Schauenberg, 1977; Daniels *et al.*, 1998). Los gatos con mayor o menor grado de introgresión de alelos procedentes de gato doméstico presentan caracteres intermedios, esto es, distintas combinaciones de las variables distintivas.

Por otra parte, y exceptuando las medidas corporales algo más pequeñas en el caso de las hembras (Fernández y de Lope, 1990; Kitchener, 1991), no se aprecia mayor dimorfismo sexual y los jóvenes gatos son muy parecidos a los adultos (Stahl y Leger, 1992). Lo mismo puede afirmarse del gato doméstico, cuya diferencia más notable respecto al montés desde el punto de vista de la morfología externa, es la reducción del tamaño y la mayor variabilidad en la coloración del pelaje, debido en gran medida a la selección artificial realizada por el ser humano a lo largo de los siglos (véase Kitchener, 1991).

## 2.2. Origen evolutivo

El gato montés (*Felis silvestris*) es probablemente un descendiente directo del gato de Martelli (*Felis lunensis*), que se encontraba en Europa hace más de 1,6 millones de años, durante el Pleistoceno temprano (Kitchener, 1991, 1995). El gato montés aparece en el registro fósil de hace 250.000 años, procedente del periodo interglacial Holstein durante el Pleistoceno medio (Sommer y Benecke, 2006), y podría ser que fuera bastante más grande que los gatos actuales, habiendo reducido su tamaño con el tiempo según Kitchener (1995).

Es esta una especie de muy amplia distribución, pues se encuentra nada menos que en tres continentes: Europa, África y Asia (Sunquist y Sunquist, 2002). Parece que durante su evolución en Europa surgió un fenotipo “estepario” que abandonó el continente colonizando Oriente Medio, hace alrededor de 50.000 años (Yamaguchi *et al.*, 2004a). Posteriormente, y según los mismos autores, este gato estepario se dispersaría hacia el este dando lugar a las actuales poblaciones asiáticas, y hacia el sur hasta colonizar casi toda África, en oleadas que acontecieron más recientemente, quizá hace tan sólo 10.000 años.

### 2.3. Posición taxonómica

En 1775 el naturalista alemán Schreber describió por primera vez la especie a partir de ejemplares europeos, y posteriormente otros estudiosos comenzaron a describir también especímenes encontrados a lo largo y ancho de los tres continentes, considerándoles como especies distintas. Pocock (1951) fue el primero en unificar a muchas de esas supuestas especies utilizando fundamentalmente patrones de pelaje, considerando como subespecies a casi todas las anteriormente descritas y manteniendo como especies separadas a las formas europeas, africanas y domésticas, llegando a contabilizar un total de 40 subespecies. Más adelante se reorganizaría la clasificación, y las 40 subespecies de Pocock fueron reducidas a 21 (Guggisberg, 1975).

Sin embargo, el propio Pocock ya reconocía que no existían diferencias claras y constantes entre las especies que él consideraba, y un poco más tarde Haltenorth (1953) comprobó que no existían diferencias significativas en las medidas del cráneo de gatos procedentes de lugares tan lejanos como el centro de Europa y África tropical. Así, este autor fue el primero en reunir a todas las subespecies de gatos monteses europeos, africanos y asiáticos en una sola especie politípica: *Felis silvestris*.

No obstante, se volvieron después a dividir en especies separadas por distintos autores. Parece que el hecho de que los gatos asiáticos tengan puntos negros en el pelaje y carezcan de rayas (Kitchener, 1991), la aparente existencia de saltos geográficos en la distribución de los gatos africanos y europeos (Smithers, 1983), la posibilidad de distinguir mediante índices morfológicos los gatos monteses europeos de los domésticos así como la elevada variabilidad física de los gatos africanos (Schauenberg, 1969; 1977), resultaron hasta hace poco argumentos convincentes para mantener la división específica desde un punto de vista taxonómico. Así, todas las subespecies presentes en el continente africano quedaron englobadas en la especie *Felis lybica*; los gatos asiáticos de piel punteada fueron considerados como *Felis ornata*; y como *Felis silvestris* quedaron solamente las subespecies europeas. De la misma manera, todas las variedades de gato doméstico del mundo se asignaron a la especie *Felis catus*.

Posteriormente, dos estudios realizados por investigadores italianos aportaron nuevos datos, parte de los cuales provenían por vez primera de la biología molecular. Por un lado, se analizaron nuevamente una serie de caracteres craneométricos, cuyos resultados indicaron la existencia de un gradiente continuo en la morfometría de gatos monteses europeos, africanos y domésticos, sin encontrar así ningún carácter cualitativo discriminante que apoye la distinción de especies (Ragni y Randi, 1986), en la misma línea por tanto que Haltenorth (1953).

Por otro lado, los mismos autores estudiaron las relaciones filogenéticas y la variabilidad genética entre los diferentes grupos de gatos, a través de un análisis de aloenzimas (Randi y Ragni, 1991). La conclusión que obtuvieron fue que las distancias genéticas no eran lo suficientemente grandes como para poder considerar a los gatos monteses europeos y africanos como especies diferentes, habiendo divergido hacía tan sólo 20.000 años. Además, el gato doméstico se relacionó con el linaje del gato africano, del cual procedería a través de un proceso paulatino de domesticación.

Los resultados de estos dos trabajos, a los que se añadieron los derivados de un análisis comparativo del patrón de pelaje y el cálculo de distancias fenotípicas (Ragni y Possenti, 1996), parecen zanjar la cuestión taxonómica aportando fuertes y claros argumentos a favor de la existencia de la única especie politípica *Felis silvestris*, con una subespecie europea (*F. s. silvestris*), otra africana (*F. s. lybica*), otra asiática (*F. s. ornata*) y diversas formas domésticas (*F. s. catus*). Así es de hecho reconocido hoy en día por el Consejo de Europa, la Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) y por la práctica totalidad de los investigadores (Stahl y Artois, 1991; Nowell y Jackson, 1996; Sunquist y Sunquist, 2002; Yamaguchi *et al.*, 2004a,b; Driscoll *et al.*, 2007).

A pesar de ello, sigue existiendo cierto grado de incertidumbre, cuando no de desorientación, entre los estudiosos del gato montés. Por ejemplo, Kitchener (1991) acepta que las formas europeas, africanas y asiáticas pertenezcan a la misma especie por los argumentos anteriores, pero mantiene al gato doméstico como especie diferenciada (véase también en Kitchener *et al.*, 2005; es notable además que Nowell y Jackson (1996) mantienen el gato doméstico como especie distinta). Por otra parte, la consecuencia lógica de considerar a *silvestris*, *lybica* y *ornata* como subespecies es la

desaparición como categoría taxonómica de las antiguas otras subespecies, ya que las supuestas diferencias que justificaron su existencia serían aún más difíciles de mantener cuando en realidad ni siquiera entre las antiguas especies se pudieron demostrar, lo que motivó la unificación en *Felis silvestris*.

Sin embargo, mientras que Kitchener (1991) rechaza la existencia de la supuesta subespecie escocesa de gato montés (*F. s. grampia*), que sería de pelaje más oscuro que los ejemplares centroeuropeos, estando el propio autor de acuerdo después de un examen realizado por él mismo, y de comprobar la variabilidad en el tono de cierto número de pieles, sin embargo más adelante afirma de nuevo la existencia de la subespecie (así como de otras subespecies europeas) sin mayor justificación (véase Kitchener, 1995; Kitchener *et al.*, 2005).

También una publicación reciente de un estudio realizado en los Emiratos Árabes Unidos sobre el uso del espacio de dos gatos monteses capturados y radiomarcados en la zona, emplea de la misma forma, como categoría taxonómica, la antigua denominación subespecífica de *F. s. gordonii* (Phelan y Sliwa, 2005), ignorando el debate taxonómico y las conclusiones a las que se ha llegado a nivel internacional. Aunque quizá lo más sorprendente sea que uno de los autores italianos que impulsó la unificación de la especie, E. Randi, acabe firmando un artículo reciente sobre dieta donde nuevamente se trata al gato doméstico como especie distinta del montés (véase Biró *et al.*, 2005).

En el caso de la Península Ibérica ocurre también algo parecido. Cabrera (1914) mantenía para España la existencia de dos subespecies, la subespecie europea en la porción septentrional del país (al norte de los ríos Duero y Ebro), y la subespecie ibérica (*F. s. tartessia*) en el sur de la península. Esta subespecie se caracterizaría por ser de mayor tamaño que los ejemplares europeos, tan grandes incluso como sus antedecores (Kitchener, 1995), y también de pelaje más oscuro (coincidiendo en esto por tanto con la subespecie escocesa). Pero al igual que ocurre con todas las antiguas subespecies, y a pesar de las observaciones de García-Perea *et al.* (1996), no existen pruebas objetivas y claras que se fundamenten en un tamaño de muestra suficiente para justificar la distinción taxonómica entre las poblaciones ibéricas.

Además, el trabajo de Fernández *et al.* (1992) recoge el dato de que los cráneos de los gatos monteses procedentes de zonas habitadas por la supuesta subespecie ibérica *tartessia* eran en realidad un 5% más pequeños de media que los cráneos de los gatos centroeuropeos, lo que rechazaría la hipótesis de la existencia de la subespecie ibérica. Aún así, la idea perdura a pesar de tan contundente dato, hasta el punto de que el Atlas de Mamíferos Terrestres de España (Palomo y Gisbert, 2002), publicado por la Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos (SECEM), mantiene como válida para el gato montés (véase García-Perea, 2002) la propuesta original de Cabrera (1914).

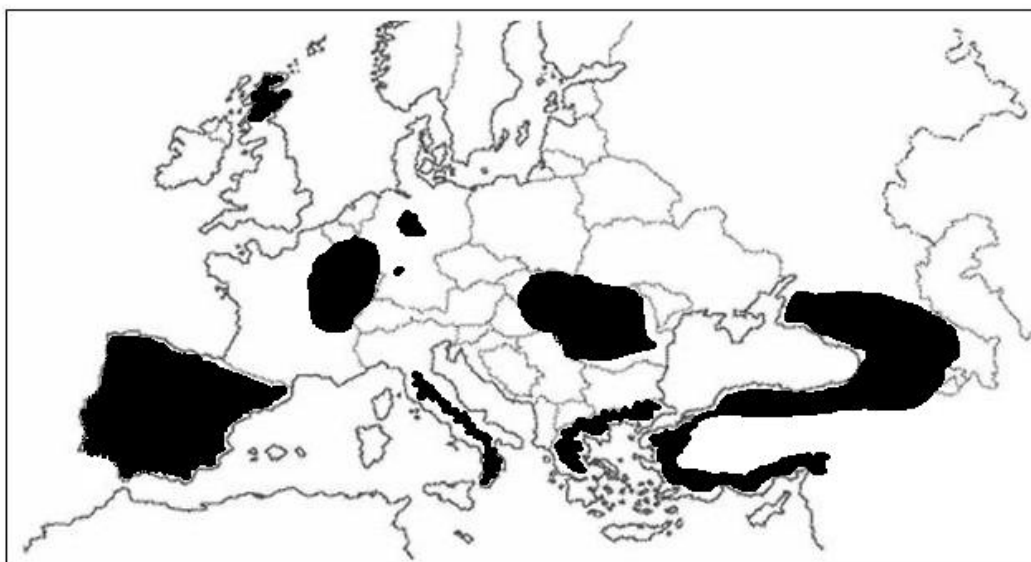
Por otra parte, en el debate taxonómico sobre el gato montés resulta raro encontrar algún argumento de carácter básico o teórico que sería perfectamente aplicable, como por ejemplo la definición de “especie” que cada autor está utilizando (véase una revisión de los diferentes conceptos y sus problemas prácticos en Tinaut y Ruano, 2002). Así, si el que se utiliza es el concepto de “especie biológica” (Mayr, 1942), entonces hay que considerar la existencia o no de aislamiento reproductivo entre las distintas poblaciones, incluyendo criterios de fertilidad en la descendencia híbrida. Y en este sentido, si se considera que el cruce entre gato montés (de cualquier origen geográfico) y gato doméstico no solamente es posible, sino que además poblaciones enteras son capaces de recuperarse gracias a los descendientes “híbridos” (como las de Escocia o Hungría, véanse French *et al.*, 1988; Easterbee *et al.*, 1991; Pierpaoli *et al.*, 2003), habría que concluir por lógica y según la definición, que dada la inexistencia de infertilidad y aislamiento reproductivo, no puede hablarse formalmente de distintas especies de gatos.

Parece por tanto, con la información disponible actualmente y utilizando los criterios más objetivos posibles, que lo lógico es aceptar la existencia de una única especie politépica (Haltenorth, 1953; Randi y Ragni, 1991; Stahl y Artois, 1991; Ragni y Possenti, 1996; Nowell y Jackson, 1996; Sunquist y Sunquist, 2002; Yamaguchi *et al.*, 2004a,b) con las tres subespecies silvestres *silvestris*, *lybica* y *ornata* (así como una doméstica *catus* diversificada en distintas variedades o razas por selección artificial), cuyo pelaje varía en longitud, densidad y tonalidad, simplemente en virtud de las distintas condiciones climáticas de cada región y sus diferentes presiones selectivas

(Kitchener, 1991; Sunquist y Sunquist, 2002), sin presentar realmente grandes diferencias entre sí.

#### 2.4. Distribución geográfica

El gato montés europeo (*Felis silvestris silvestris*) se distribuye por toda Europa (Figura 1), aunque de forma fragmentada (véase Stahl y Artois, 1991; Nowell y Jackson, 1996; Sunquist y Sunquist, 2002). Existen poblaciones en toda la Península Ibérica, el noreste de Francia colindando con Bélgica y Alemania (aquí con dos grandes poblaciones aisladas), Escocia, Italia, Grecia, los países del este (sobre todo Rumanía y alrededores, en el área de influencia de los Cárpatos), Turquía y toda la cordillera caucásica, entre el Mar Negro y el Mar Caspio. Sin embargo, la distribución del gato montés europeo no es bien conocida en algunas zonas, especialmente alrededor de los Balcanes (Stahl y Artois, 1991).



**Figura 1.** Área de distribución geográfica del gato montés europeo (*F.s. silvestris*).

El gato montés africano (*Felis silvestris lybica*), de pelaje más corto y mayor variabilidad en el tono, yendo del gris oscuro en zonas de vegetación frondosa al pardo amarillento (arenoso) en zonas áridas, se distribuye por todo el continente africano (evitando la mayor parte del Sáhara y la región ecuatorial de selva tropical húmeda), así

como por Oriente Medio y Arabia (evitando el área central de la zona). Y el gato montés asiático (*Felis silvestris ornata*), llamado también gato indio del desierto o gato de las estepas, idéntico a la forma africana excepto por la sustitución de las rayas por puntos o manchas en el pelaje, puede encontrarse desde Irán hasta el norte de la India y China occidental.

Un estudio reciente basado en diferentes tipos de análisis genéticos (véase Driscoll *et al.*, 2007), aporta pruebas de peso para reconocer también dos subespecies más: *Felis silvestris cafra*, que habitaría en África meridional y se diferenciaría así de *F. s. lybica* (quedando éste en el norte del Sáhara y Oriente Medio); y *Felis silvestris bieti*, el gato chino del desierto (de distribución restringida al borde nororiental de la meseta tibetana; Sunquist y Sunquist, 2002), que hasta ahora se consideraba una especie diferente (*Felis bieti*; Nowell y Jackson, 1996) pero de la que hacía tiempo se sospechaba que pertenecía en realidad al grupo *silvestris* (Sunquist y Sunquist, 2002), estando muy relacionado con el gato montés asiático como de hecho parece demostrar este trabajo. Los mismos autores parecen confirmar también que el gato habría sido domesticado en poblaciones de Oriente Próximo en coincidencia con el desarrollo de la agricultura. Posteriormente, el gato doméstico (*Felis silvestris catus*) habría sido dispersado por el ser humano prácticamente por todo el mundo.

En España el gato montés se distribuye en general por todo el territorio, faltando solamente en las islas Baleares y Canarias, según el Atlas de los Mamíferos Terrestres (García-Perea, 2002). Esta es la primera publicación que recoge con cierto detalle la distribución del gato montés en nuestro país, cuando hasta la fecha España era uno de los lugares de distribución incierta de la especie (Stahl y Artois, 1991; Sunquist y Sunquist, 2002). Destaca en el atlas la amplia presencia del gato montés en la franja septentrional de la península, así como en la región central (Madrid, Ávila, sur de Salamanca y norte de Cáceres), en la Comunidad Valenciana y en el sureste del país, especialmente en la provincia de Granada.

Sin embargo, muchas de estas zonas fueron bien prospectadas, ya sea por la realización de atlas regionales, o porque se llevaron a cabo estudios científicos y técnicos particulares, lo que significa que el mapa de distribución del gato montés refleja en gran medida el esfuerzo de muestreo de la especie, de forma que los grandes

vacíos en el territorio (Galicia, Extremadura, y gran parte de Castilla-La Mancha y Andalucía) bien podrían significar en realidad ausencia de muestreo, antes que verdadera ausencia de la especie. No obstante, también es cierto que el gato montés no se encuentra presente en muchos lugares, pudiendo faltar en el 40-50% del territorio (como sucede por ejemplo en la Comunidad Valenciana; véase Chiarri, 1997).

## 2.5. Uso del espacio y el tiempo

Existen pocos trabajos que estudien a fondo y con tamaño de muestra suficiente (pues la mayoría de los estudios se han realizado solamente con unos pocos individuos) el uso del espacio del gato montés, arrojando en general resultados muy variados. En Escocia el área residencial de los gatos adultos, machos y hembras, osciló alrededor de 175 hectáreas (Corbett, 1979), aunque otro trabajo posterior encontró valores más altos para los machos, llegando hasta las 459 ha (Daniels *et al.*, 2001). En Francia un estudio calculó un intervalo de 185 a 900 ha (Artois, 1985), mientras otro posterior encontró igualmente valores algo superiores, de 220 a 1.270 ha, con una media de 573 ha (Sthal *et al.*, 1988). En Hungría se obtuvieron valores parecidos, entre las 200 y 860 ha (Biró *et al.*, 2004).

Pero existen registros más elevados aún, como en Alemania, donde se obtuvo un valor medio de 1.662 ha (Wittmer, 2001). Una hembra en el desértico Emirato de Sharjah (Emiratos Árabes Unidos) se movía anualmente por un área de hasta 5.121 ha (Phelan y Sliwa, 2005), siendo este uno de los mayores valores registrados. La media estacional para este individuo fue no obstante de 1.924 ha, mientras que para un macho fue de 2.865 ha, valores en general muy elevados respecto a los encontrados en centroeuropa. El valor más alto encontrado aquí se recogió de hecho para dos machos que vivían en las montañas suizas, que se movían en áreas de 2.292 ha de media (Liberek, 1999).

En el caso de la Península Ibérica, sin embargo, se han encontrado valores también muy altos para el área residencial de los gatos monteses. Concretamente, Urra (2003) calculó en Navarra áreas de hasta 5.017 ha para los machos y de 667 ha para las hembras, con una media de 2.842 ha, siendo estas las más altas cifras descritas en Europa hasta el momento.



De todos los trabajos arriba citados se desprende que el tamaño del área residencial del gato montés varía mucho de un individuo a otro, varía con la edad y el sexo, varía también con las estaciones del año, y de una región a otra, dependiendo del hábitat y muy probablemente de la disponibilidad de presas (Kitchener, 1995). Por otra parte, que en general el área residencial de los machos sea mayor que el de las hembras parece indicar que éstas son en realidad el recurso limitante para los machos (véase Urra, 2003). Sí parece más claro que las áreas más frecuentemente utilizadas por los gatos monteses, esto es, las zonas de caza donde se encuentran las presas y los lugares de descanso, solapan muy poco entre individuos del mismo sexo y son defendidos activamente, especialmente en el caso de las hembras (Corbett, 1979; Liberek, 1999; Biró *et al.*, 2004). Más allá de estas “áreas corazón” el solapamiento intrasexual de las áreas residenciales en el espacio puede ser mayor, solapando más en general las de los machos que las de las hembras, de tal manera que algunas zonas pueden ser utilizadas por varios ejemplares, pero siempre en momentos diferentes, sin que exista realmente un solapamiento temporal (Biró *et al.*, 2004).

Con la técnica del radio-seguimiento se ha podido constatar también que el gato montés es una especie generalmente crepuscular y nocturna (Sunquist y Sunquist, 2002; Urra 2003), con un máximo de actividad a primeras horas de la noche, aunque tampoco es raro que se mueva de día en cualquier época del año (Artois, 1985; Liberek, 1999). De hecho, en invierno y con mal tiempo puede aprovechar las horas de luz para cazar, aunque si las condiciones son especialmente adversas los gatos monteses reducen mucho sus movimientos (Liberek, 1999) o permanecen completamente inactivos más de 24 horas (Corbett, 1979). En caso de fuertes nevadas, por ejemplo, pueden también refugiarse más en el interior de los bosques, donde la cubierta de nieve es menor que en campo abierto, o incluso migrar en áreas montañosas a zonas de menor altitud (Mermod y Liberek, 2002).

Con independencia de las condiciones atmosféricas, en Suiza la actividad diurna del gato montés aumentó también durante la primavera, y un ejemplar que habitaba un área agrícola a baja altitud era normalmente más diurno que los gatos que vivían en la montaña (Liberek, 1999). No obstante, es muy posible también que el comportamiento nocturno que se aprecia actualmente y en general en el gato montés sea una

consecuencia de la persecución y presión humana (Kitchener, 1995; Nowell y Jackson, 1996), de forma que en tiempos y lugares más tranquilos puede que fuera más diurno de lo que es hoy.

## 2.6. Organización social y comportamiento

Se ha pensado que la disponibilidad de presas podría condicionar la organización social de los gatos monteses. Corbett (1979) comprobó en el este de Escocia, donde la presa principal y abundante era el conejo, que los sexos mantenían territorios separados, sin solapamiento intersexual. Sin embargo, Sthal *et al.* (1988) en Francia, Liberek (1999) en Suiza, y Urra (2003) en Navarra, encontraron que el área residencial de los machos solapaba con el de varias hembras, en zonas donde la alimentación se basaba en roedores. Que el conejo, u otro tipo de presas, condicionen la organización social de la especie es realmente una hipótesis interesante, pero con los datos disponibles hasta el momento no puede contrastarse. Es más, en un estudio realizado en el año 2000 en las estribaciones del Sistema Central, se encontró que un macho compartía el área de descanso con una hembra en un encinar montano con presencia de conejo (Lozano *et al.*, datos no publicados), y lo mismo se ha encontrado en la provincia de Granada (Ballesteros-Duperón *et al.*, datos no publicados), lo cual no parece apoyar la hipótesis. En general, parece que las hembras se distribuyen en el espacio tratando de asegurarse de forma exclusiva el acceso al alimento, mientras que los machos tratan de asegurarse el acceso a varias hembras regentando un territorio que solape con las áreas de aquellas (Urra, 2003).

El gato montés es solitario la mayor parte del año, fuera de la época de celo, y se trata de una especie territorial que marca su territorio con señales olorosas y visuales (véase Stahl y Leger, 1992; Sunquist y Sunquist, 2002). Particularmente interesante es el hecho de que una de las formas más habituales de señalización, además de dejar marcas con las uñas y rociar con orina arbustos y otros elementos del medio, consiste en depositar excrementos a lo largo de caminos y senderos, sin enterrar y claramente expuestos, dentro de las zonas más utilizadas e importantes del territorio, en vez de en las fronteras del mismo (Corbett, 1979; Barja y Bárcena, 2002).

Este comportamiento de marcaje del gato montés, a través de la deposición de excrementos a lo largo de los caminos y en lugares conspicuos, permite detectar la presencia de la especie y concretamente de individuos residentes (es decir, de adultos) en una zona determinada, evitando además la posible confusión con el gato doméstico, ya que éste tiende a enterrar sus propias heces y a no defecar en los caminos (Corbett, 1979; Schauenberg, 1981; Lozano y Urra, 2007). Así por ejemplo, en un área de Escocia en simpatria con gato montés, Corbett (1979) no encontró ni un sólo excremento de gato doméstico expuesto y en camino en una zona habitada por más de seis decenas de gatos domésticos, cuyas heces debían ser sistemáticamente enterradas. De la misma forma, en otro estudio realizado en España se pudieron recoger 128 excrementos de gato doméstico, de los cuales solamente seis de ellos fueron encontrados sin enterrar, y sin que ninguno de estos se localizara en un camino (véase Lozano y Urra, 2007).

Por tanto, aunque es cierto que los gatos domésticos no siempre entierran sus excrementos, se puede afirmar que en general sí lo hacen, y los excrementos sin enterrar no son depositados al borde de los caminos. Corbett (1979) encontró una notable excepción en una colonia de gatos domésticos asilvestrados que vivían en ciertas islas pertenecientes a las Hébridas Exteriores, en el noroeste de Escocia, donde los excrementos eran utilizados como marcaje territorial de la misma forma en que lo hacían los gatos monteses. Pero el mismo autor deja claro también que precisamente en esas islas, donde el gato doméstico fue introducido por el hombre, jamás existió una población de gato montés. Posteriormente se ha comprobado la existencia de la misma conducta en otros lugares donde tampoco existen gatos monteses, como por ejemplo en Nueva Zelanda (Fitzgerald y Karl, 1986). Parece por tanto que los gatos domésticos solo se comportan como los monteses (esto es, dejando sus heces en caminos y claramente visibles como señales de marcaje territorial) en lugares donde estos nunca han existido (en islas y otros continentes), o donde el gato montés se extinguió hace mucho tiempo (como puede ser el caso de Inglaterra; Easterbee *et al.*, 1991). Así pues, en áreas de simpatria con gato montés los domésticos evitarían defecar en caminos (Corbett, 1979; Lozano y Urra, 2007) probablemente como un comportamiento de evitación, minimizando las posibilidades de propiciar un peligroso encuentro agonístico con un gato montés territorial, contra el cual estarían físicamente en desventaja.

El gato montés patrulla y vigila su territorio, para evitar la presencia de intrusos indeseados, recorriendo entre 4 y 12 km cada día, dependiendo de los individuos y las estaciones del año (Stahl *et al.*, 1988; Stahl y Leger, 1992). Si el territorio no es muy grande, como suele ser el caso de las hembras, puede ser recorrido en cada jornada; sin embargo, si el territorio es relativamente grande, como habitualmente ocurre en el caso de los machos, estos se ven obligados a utilizar más de un día en visitar todos sus dominios.

Mientras el gato montés patrulla, y como una de las técnicas de caza que el felino utiliza (Corbett, 1979; Stahl y Leger, 1992; Kitchener, 1995; Nowell y Jackson, 1996; Sunquist y Sunquist, 2002), aprovecha para registrar cada rincón de su territorio, atento a la presencia de cualquier presa potencial que le salga al paso, avanzando muchas veces en zig-zag (como demuestran en determinados lugares las huellas en la nieve), y comenzando un rececho en el momento en que una presa es avistada. Entonces se acerca muy lentamente, sin hacer ruido, hasta estar lo suficientemente cerca como para avalanzarse sobre ella a gran velocidad (a esta técnica de caza se la denominada a veces “estrategia móvil”). La otra técnica de caza es el acecho, esperando inmóvil el cazador agazapado en el suelo, entre los arbustos, o sobre la rama de un árbol, a que una presa desprevenida se ponga a su alcance (“estrategia estacionaria”; véase Corbett, 1979; Stahl y Leger, 1992).

Si la presa escapa en unos pocos metros se habrá salvado, pues el gato montés no la perseguirá largas distancias (Sunquist y Sunquist, 2002). Se ha calculado para presas de pequeño tamaño que los gatos monteses fallan, de media a lo largo del año, el 50% de los intentos de captura (Stahl y Leger, 1992). Si atrapa la presa, el gato montés le dará muerte normalmente con un mordisco en la nuca, y la devorará en el sitio si es pequeña o la llevará a un lugar tranquilo y resguardado si es relativamente grande (del tamaño de un conejo, por ejemplo). Si no consumen entera la presa, los gatos monteses pueden esconderla bajo la hojarasca, echando vegetación y tierra sobre ella, para volver más tarde a terminarla (Kitchener, 1995).

## 2.7. Biología reproductiva

Poco se sabe de la biología reproductiva del gato montés (véase Stahl y Leger, 1992), siendo este uno de los aspectos de la especie menos estudiados hasta el momento, y los datos disponibles provienen en gran medida de individuos en cautividad (Condé y Schauenberg, 1969). Que el área residencial de un macho pueda incluir el territorio de varias hembras muestra que la especie es poligínica (Kitchener, 1995), aunque donde los territorios no solapan cabe esperar, por un lado, mayor grado de selección por parte de las hembras al poder encontrarse estas con varios machos (Condé y Schauenberg, 1974), los cuales dejan de ser solitarios al llegar el celo lanzándose a la búsqueda de hembras receptivas; y por el otro lado, cabe esperar lógicamente más conflictos entre los machos.

Parece que el celo tiene lugar en general entre finales de diciembre y primeros de agosto, siendo más frecuente entre enero y marzo (Nowell y Jackson, 1996). El periodo estral (que podría darse dos veces al año, uno en primavera y otro en verano, véase Daniels *et al.*, 2002) dura de 2 a 8 días, y tras una gestación de poco más de dos meses nacen entre 1 y 8 cachorros, con una camada media de entre tres y cuatro (Stahl y Leger, 1992), de los que pueden morir después los más pequeños (Kitchener, 1995). Si la camada entera se pierde, la hembra entra de nuevo en celo y puede tener crías por segunda vez (Condé y Schauenberg, 1969), pero se suele admitir que el gato montés, y a diferencia del doméstico, solo saca adelante en la naturaleza una camada al año. En cautividad sin embargo parece que además de criar a un mayor número de cachorros, también pueden las hembras de gato montés tener dos camadas al año, incluso se ha citado que en el medio natural también serían capaces de sacar dos camadas si aparece, en un año determinado, un pico de máxima abundancia de roedores (Sunquist y Sunquist, 2002). Algunos autores han afirmado, no obstante, que los casos de dos o más camadas al año en la naturaleza, así como la falta de estacionalidad reproductiva, podrían deberse más bien a los efectos de la introgresión en el gato montés de alelos procedentes de gato doméstico (Castells y Mayo, 1993; Daniels *et al.*, 2002).

Sea como fuere, a los tres meses de vida los cachorros ya salen con la madre a campar, lo que puede ser vital en el aprendizaje de los jóvenes gatos respecto a qué tipo de presas existen, dónde están y cómo cazarlas (Kitchener, 1995). A los cinco

meses de edad, y antes del invierno, los gatos monteses se independizan y pueden recorrer en dispersión varias decenas de kilómetros. Parece que las hembras pueden quedarse en el territorio de la madre durante el primer invierno, para marcharse antes de que esta vuelva a tener crías (Sunkuist y Sunquist, 2002). Los gatos monteses alcanzan la madurez sexual a los diez meses de vida y las hembras se reproducen ya en su primer año. Al menos en cautividad, pueden llegar a vivir hasta 15 años (Nowell y Jackson, 1996).

### **3. El hábitat del gato montés**

A pesar de que en la literatura existen constantes referencias al hábitat del gato montés, la realidad es que las preferencias de hábitat y los requerimientos ecológicos de la especie apenas han sido estudiados hasta la fecha. En principio, al gato montés se le puede encontrar realmente en casi todos los medios posibles: desde bosques de diferentes tipos a los ambientes litorales, pasando por áreas de matorral mediterráneo, humedales y sotos fluviales (pudiendo servir estos últimos como corredores y favorecer la presencia de la especie en determinadas zonas; véase Virgós, 2001), e incluyendo también áreas agrícolas y degradadas, como sería de esperar por otra parte en una especie de tan vasta distribución (Sthal y Leger, 1992; Nowell y Jackson, 1996; Sunquist y Sunquist, 2002).

Sin embargo, se viene considerando al gato montés europeo como una especie típicamente forestal, debido sobre todo a ciertas publicaciones y estudios pioneros realizados en centroeuropa (especialmente Guggisberg, 1975; Parent, 1975 y Ragni, 1978), en los que se enfatiza la importancia para el gato montés de las grandes masas boscosas, a pesar de no tratarse estos trabajos propiamente de estudios sobre selección de hábitat. Schauenberg (1981) afirmó en su revisión que el hábitat preferido del gato montés en Europa es el bosque mixto de caducifolios, contribuyendo así también a afianzar la idea de que el gato montés es una especie forestal.

Así, la idea de que esta especie se encuentra fuertemente asociada al medio forestal se ha repetido posteriormente hasta la saciedad tanto en medios divulgativos (guías de campo, artículos en revistas de naturaleza, etc) como en la diversa literatura

científica, hasta el punto de que el propio Consejo de Europa redactó finalmente unas líneas básicas para la conservación del gato montés contemplando la buena gestión de las áreas boscosas como hábitat clave de la especie, sin considerar ninguna otra posibilidad, más allá de una vaga referencia al paisaje agrícola tradicional (véase Council of Europe, 1993). Participando de la muy extendida idea, el Atlas de los Mamíferos Terrestres de España llega a afirmar, sin la menor base empírica, que la subespecie *silvestris* vive en los bosques caducifolios, mientras que la supuesta subespecie ibérica *tartessia* habita el bosque mediterráneo (García-Perea, 2002).

Pero para tratarse de una especie típica forestal, como pueda serlo por ejemplo la ardilla común (*Sciurus vulgaris*), se contaba ya a finales de los años setenta con datos objetivos que dejaban un amplio margen para la duda. Así, Langley y Yalden (1977) pudieron comprobar que el periodo de máxima desaparición del gato montés en Gran Bretaña no coincidió con el periodo de máxima deforestación, que sería lo esperado en una especie verdaderamente ligada al bosque. Esta observación llevó a los autores a escribir en el mismo artículo que el gato montés, por tanto, no era de forma obvia una especie forestal.

Dos años después, Corbett (1979) escribió que el hábitat donde más ejemplares de gato montés capturó para su trabajo en Escocia fue ciertamente el bosque de pino escocés, pero también había advertido sin embargo que los pinares maduros eran abandonados por la especie. Además, trabajos posteriores sobre diferentes aspectos de la especie realizados en Francia (Artois, 1985; Stahl, 1986), Alemania (Hossfeld *et al.*, 1993), Suiza (Dötterer y Bernhart, 1996; Liberek, 1999), Portugal (Sarmiento, 1996), Polonia (Okarma *et al.*, 2002) e incluso España (Virgós *et al.*, 2002; Barja y Bárcena, 2005), contenían aspectos que permitían igualmente dudar sobre la importancia del bosque respecto a otros hábitats en las preferencias del gato montés.

No fue sin embargo hasta comienzos de los años noventa cuando se publicó el primer estudio sistemático y propiamente dicho de selección de hábitat del gato montés, abarcando en su caso toda la superficie de Escocia (Easterbee *et al.*, 1991). Los resultados del trabajo fueron bastante ilustrativos y esclarecedores, demostrando que al menos en tierras escocesas, con abundancia de manchas boscosas, y de entre una treintena de tipos de hábitat considerados, el hábitat preferido por el gato montés resultó

ser un medio fundamentalmente abierto y desarbolado. El segundo hábitat que presentó un mayor índice de selección fue parecido, un medio heterogéneo abierto aunque con más cobertura arbórea que el primero. Por tanto, los resultados no parecen desde luego conciliables con lo que se esperaría de una especie típicamente forestal, y así esta idea debía haber sido cuestionada seriamente desde entonces por la comunidad científica.

Pero la verdad es que este trabajo se publicó como un informe técnico realizado por una institución escocesa, y no como un artículo científico (a pesar de su calidad), lo que seguramente ha limitado su difusión entre los científicos haciendo que su contenido sea así poco conocido. Y por otro lado, siempre cabe la posibilidad de interpretar sus resultados como una excepción o particularidad de la población escocesa de gato montés, tal y como sugirió Kitchener (1991), al afirmar que el gato montés europeo es una especie forestal aunque en Escocia también vive en hábitats abiertos. No deja de ser sospechoso sin embargo, además de las dudas previas existentes en la bibliografía, que el gato montés sea una especie forestal en Europa excepto en el único lugar precisamente donde se ha realizado un estudio sistemático sobre selección de hábitat, y realizado además a una gran escala espacial.

Así las cosas, parece razonable plantear entonces estudios rigurosos en el continente centrados en las características del hábitat y en los requerimientos ecológicos del gato montés, para evaluar correctamente la importancia real para la especie del medio forestal, así como también de los otros hábitats potenciales existentes en su área de distribución (Stahl y Leger, 1992).

Además, para que los resultados de dichos trabajos sean lo más generalizables posible, deberían realizarse sobre grandes escalas espaciales, como el propio estudio escocés, abarcando ya sea la totalidad de la población o una fracción importante y significativa de ella (lo que podría conseguirse por ejemplo a partir de escalas regionales). Habría que evitar también sacar conclusiones a partir de la selección de hábitat individual de unos pocos individuos estudiados mediante telemetría (e.g. Artois, 1985; Daniels *et al.*, 2001; Urra, 2003; Phelan y Sliwa, 2005), ya que estos no tienen por qué ser significativos ni de su población ni de la especie en su conjunto, una vez reconocida por un lado la alta variabilidad individual en la selección de hábitat



(Wittmer, 2001), y por otro lado comprobada la diferencia en los resultados de trabajos realizados a distinta escala espacial (Easterbee *et al.*, 1991; Daniels *et al.*, 2001).

#### **4. Ecología trófica**

Sin ningún género de dudas la alimentación es el aspecto más estudiado y por tanto conocido de la biología del gato montés europeo, con alrededor de una treintena de trabajos realizados prácticamente en todo su área de distribución desde finales de los años 30 hasta el presente. Dichos trabajos se han basado en el análisis del contenido bien de estómagos (sobre todo en los estudios más antiguos) bien de excrementos recolectados en el campo, con cierta variabilidad en cuanto a tamaño muestral, procesamiento de datos y presentación de los mismos. Esta diversidad de metodologías y presentaciones dificulta ciertamente un análisis comparativo de los resultados, pero en cualquier caso la claridad de estos ofrece una panorámica fiable de la dieta del gato montés como aproximación básica a su ecología trófica (véasen los resúmenes, aunque incompletos ambos, de Stahl y Leger, 1992 y de Sunquist y Sunquist, 2002).

En general los roedores aparecen como el grupo presa más consumido, alcanzando valores de frecuencia relativa al total de presas muy elevados en casi todos los lugares: superior al 95% en Francia (Condé *et al.*, 1972; Stahl, 1986) y en Suiza (Liberek, 1999); alrededor del 80% en los Cárpatos (Sládek, 1973; Kozená, 1990; Tryjanowski *et al.*, 2002); del 70% en Italia (Ragni, 1978; Ragni, 1981) y en el Cáucaso (Teplov, 1938; Nasilov, 1972); del 50% en el oeste de Escocia (Hewson, 1983), o en Portugal del 79% al 93% de frecuencia de aparición en excrementos (Sarmiento, 1996; Carvalho y Gomes, 2001, 2004).

En el caso de España, la aportación a la dieta de los roedores parece algo más variable, con una frecuencia relativa al total de presas que ronda el 50% en unos casos (Aymerich, 1982; Guitián y Rey, 1983), elevándose hasta el 80% (Moleón y Gil-Sánchez, 2003) y el 94% (Urra, 2003) en otros casos. Las especies de roedores más consumidas en cada lugar parecen ser las más abundantes en el momento, dependiendo por tanto su contribución a la dieta de la disponibilidad espacial y temporal en el medio (Stahl, 1986). Aunque no se ha demostrado científicamente aún (más allá de lo

apuntado por Moleón y Gil-Sánchez, 2003), en base a este argumento se ha escrito en medios divulgativos que los roedores más consumidos en latitudes norteadas serían microtinós, y en bajas latitudes murinos (véase por ejemplo Blanco, 1998).

Los demás tipos de presas (excepto una de ellas, véase más abajo), son pequeños animales como insectívoros, anfibios, reptiles, aves e invertebrados, que aparecen en la dieta del gato montés a frecuencias mucho más bajas que las de los roedores, pudiendo por tanto considerarse como secundarias, con contribuciones relativas variables según los distintos estudios, pero en general parecidas. Salvo alguna excepción aislada en el caso de los insectívoros o invertebrados, las contribuciones relativas en frecuencia de aparición son inferiores al 15% o incluso al 10% en todos estos grupos. Solamente las aves aparecieron de forma importante superando el 20% de frecuencia relativa al total de presas en algunos trabajos (Nasilov, 1972; Hewson, 1983), pero sin que pueda decirse en general que sean especialmente importantes para el gato montés europeo en su área de distribución.

Comprobando la enorme y evidente importancia de los roedores en la alimentación del gato montés no es de extrañar que pueda llegar a considerárseles como un recurso clave para la especie (así lo afirman Sunquist y Sunquist, 2002), y sacar también la conclusión en base a los resultados de los diferentes trabajos de que el gato montés europeo es un especialista trófico en roedores. Sin embargo, hay una presa que puede llegar a alcanzar una importancia tan elevada como la suya: el conejo. Efectivamente, este lagomorfo aparece también como presa en varios estudios (Corbett, 1979; Aymerich, 1982; Hewson, 1983; Fernandes, 1993; Sarmiento, 1996; Gil-Sánchez, 1998) siendo la única capaz de superar en importancia a los roedores en determinadas ocasiones, alcanzando frecuencias de aparición del 64% respecto a un 52% de roedores en el sur de España (Gil-Sánchez *et al.*, 1999), o más del 90% respecto a menos del 20% de roedores en el este de Escocia (Corbett, 1979), donde la población de gato montés se alimenta por tanto de forma casi exclusiva de conejo.

De hecho, la respuesta funcional de la dieta del gato montés respecto a las variaciones de abundancia de conejo, así como la selección positiva de individuos juveniles en primavera y verano (y todo ello aparentemente con independencia de la abundancia de roedores), llevó a afirmar a Gil-Sánchez *et al.* (1999) que esta especie es

más bien un predador selectivo, pareciéndose más al lince ibérico (*Lynx pardinus*) que a un carnívoro oportunista. Pero esta selección en todo caso se refiere al conejo, no a los roedores, por lo que no podría entonces considerarse al felino como un especialista trófico en roedores tal y como se ha señalado anteriormente. También Virgós *et al.* (1999) consideraron al gato montés como un carnívoro situado entre los especialistas tróficos y los generalistas, aunque con cierta tendencia a la especialización.

Finalmente, Moleón y Gil-Sánchez (2003) propusieron la hipótesis de que el gato montés podría ser un especialista facultativo, prefiriendo los conejos a los roedores cuando los primeros se encuentran disponibles, y alimentándose de roedores cuando el lagomorfo falta o resulta escaso. Sin embargo, para contrastar esta hipótesis en términos formales (e.g. Glasser, 1982; Stephens y Krebs, 1986), el diseño y la naturaleza descriptiva de los trabajos de dieta existentes no es suficiente, haciéndose necesario un nuevo enfoque y una metodología más apropiada.

Por otra parte, el posible impacto que la depredación por parte del gato montés pueda tener sobre las poblaciones de sus presas principales, esto es, si el predador influye o no en la dinámica demográfica de las especies presa, es un aspecto que no ha sido examinado hasta el momento. En general, la mortalidad que un predador causa a las poblaciones presa puede tener dos tipos de efectos: aditivo o regulador, si el crecimiento de la población presa es limitado o impedido (e.g. Boutin, 1995; Korpimäki y Krebs, 1996; Sinclair y Pech, 1996); o compensatorio, si el predador no impide dicho crecimiento al eliminar individuos que no contribuyen a la dinámica poblacional de la especie presa (según la hipótesis del “excedente condenado”, véase Errington, 1946; Banks, 1999).

Sin embargo, a pesar de que el efecto de la predación del gato montés sobre sus presas es desconocido, la especie es acusada por el colectivo cinegético en muchos lugares de Europa de perjudicar a las especies de caza, siendo así legal o ilegalmente perseguido (véase más abajo), asumiendo que el felino produce una mortalidad aditiva en las poblaciones presa. Por tanto, investigar sobre las relaciones demográficas que existen realmente entre el gato montés y sus presas ayudaría por un lado a entender el papel de la especie en los ecosistemas, y por otro lado arrojaría luz sobre la gestión de las especies cinegéticas.

## 5. Estado de conservación

El gato montés es una especie protegida por acuerdos internacionales y por las distintas legislaciones europea, nacional y autonómicas. Se encuentra catalogada como especie estrictamente protegida en el Convenio de Berna (Anexo II) y por la Directiva Europea de Hábitats (92/43/CEE; Anexo IV). El Reglamento CITES del Convenio de Washington, que regula el comercio internacional de especies amenazadas, lo incluye en su Anexo II.

En España, el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas (RD 439/90) incluye al gato montés como especie “De Interés Especial”, otorgando la misma categoría de protección los catálogos autonómicos de Madrid, Murcia, Navarra, Castilla-La Mancha, Extremadura y Andalucía. La legislación catalana declara al gato montés como especie protegida de su fauna salvaje autóctona, y el País Vasco lo cataloga como especie “Vulnerable”. Por último, en la nueva revisión del Libro Rojo de los Mamíferos de España el gato montés ha sido catalogado como “Casi Amenazado” (Palomo *et al.*, 2007).

### 5.1. Tendencias de población

En general no existe información precisa sobre la tendencia poblacional del gato montés en Europa (véanse Stahl y Artois, 1991; Nowell y Jackson, 1996), más allá de un par de excepciones donde se han realizado sondeos a nivel nacional, que permiten el seguimiento posterior de las poblaciones (Escocia y Hungría). Se cree que la mayoría de las poblaciones europeas han permanecido relativamente estables, después de una expansión de la especie al término de la II Guerra Mundial, habiéndose detectado declives fundamentalmente en Chequia, Eslovaquia y los países de la antigua Unión Soviética (Nowell y Jackson, 1996).

Basándose en la aparente estabilidad generalizada del gato montés en Europa, así como en las estimas de densidad (unos 50.000 individuos reproductores) y en el área total de distribución de la especie, la Unión Mundial para la Conservación (IUCN) decidió cambiar el estatus de conservación del gato montés de “Vulnerable” al de

“Preocupación Menor” en su última revisión (IUCN, 2006). No obstante, esta entidad reconoce que la tendencia general de la especie es ahora decreciente (negativa), condicionada por una serie de amenazas crecientes.

En España es muy escasa la información existente sobre la tendencia poblacional del gato montés. Los pocos datos disponibles señalan que en la provincia de Granada, entre la década de los noventa y comienzos de la siguiente, la población se mantuvo estable (Barea-Azcón *et al.*, 2004). Sin embargo, la falta de datos a la suficiente escala espacial, así como de programas de seguimiento de las poblaciones de la especie en otras regiones españolas, impide saber con certeza si la tendencia del gato montés descrita en esta provincia andaluza es generalizable al resto de España.

## 5.2. Principales amenazas

Una de las principales amenazas para el gato montés (véase una revisión resumida de las diferentes amenazas descritas hasta la fecha en McOrist y Kitchener, 1994), común a muchas otras especies, es la alteración y la destrucción de los hábitats donde vive. La deforestación (Langley y Yalden, 1977; Nowell y Jackson, 1996) y la creciente sustitución del medio natural por urbanizaciones, infraestructuras de transporte y cultivos intensivos, se han postulado como causas que reducen en general las poblaciones del felino, fragmentándolas y aislándolas, de tal forma que se incrementa su probabilidad de extinción (Easterbee *et al.*, 1991; Stahl y Artois, 1991; McOrist y Kitchener, 1994; Nowell y Jackson, 1996).

Por otra parte, la persecución directa por el ser humano a través de continuas campañas de control de predadores, ha supuesto en el pasado la desaparición de la especie de gran parte de su área de distribución original, tanto por ser considerado como una alimaña por parte de los gestores de los cotos de caza, como también por satisfacer el mercado peletero en algunos países (Stahl y Artois, 1991; Pierpaoli *et al.*, 2003). De hecho, aunque la deforestación jugó seguramente un papel importante en la desaparición del gato montés de gran parte de Gran Bretaña, este fenómeno se atribuye principalmente al control de predadores (véase Langley y Yalden, 1977). En Escocia, Corbett (1979) pudo comprobar cómo casi el 80% de los gatos monteses morían a manos de los guardas de caza. Así pues, y a pesar de la protección legal, el control de

predadores sigue siendo una importante amenaza para la especie, particularmente en España: ha podido demostrarse que las capturas y muertes en cajas-trampa son aún elevadas en Castilla-La Mancha (Herranz, 2001) y en la provincia de Málaga (Duarte y Vargas, 2001).

El ejemplo más ilustrativo del efecto del actual control de predadores sobre las poblaciones de gato montés puede encontrarse en los resultados de un estudio realizado en la Comunidad de Madrid (Virgós y Travaini, 2005). Estos autores muestran que la especie fue significativamente menos abundante en las fincas de caza menor, donde se realizaba control de predadores, que en las áreas dedicadas a otro tipo de aprovechamientos, lo que demostraba que se estaban eliminando ilegalmente gatos monteses. Por lo tanto, en estas zonas la persecución fue, por encima de la alteración del hábitat y de cualquier otra amenaza potencial, claramente el factor más importante de reducción de las poblaciones de gato montés.

De hecho a este predador se le persigue todavía hoy por los mismos motivos que en el pasado, por competir por la caza con el hombre y creer éste que el gato montés perjudica a las poblaciones de las especies cinegéticas. Sin embargo, esta creencia no está demostrada, y en muchos casos se ha visto que no tiene justificación: por ejemplo, en Escocia se argumentaba que el gato montés mataba demasiados faisanes y lagópodos, pudiéndose demostrar que el predador apenas consumía aves, y por tanto su efecto sobre estas especies de caza debía ser insignificante (Corbett, 1979; Kitchener, 1995). En la mayor parte de Europa, y considerando los datos de dieta existentes (véase más arriba), probablemente ocurra lo mismo, al menos con las aves de caza. En el caso del conejo, sin embargo, la verdad es que tanto en Escocia como en España no existen estudios de impacto de la depredación por parte del felino, y por tanto no se conoce el efecto real que el gato montés pueda tener sobre las poblaciones del lagomorfo.

Además de la persecución directa hay que añadir la indirecta, a través de la colocación de cebos envenenados en el campo, práctica que se ha incrementado en España a partir de los noventa, y que constituye de hecho un método no selectivo de control de predadores que afecta a una gran variedad de especies (Cano *et al.*, 2006). El veneno puede estar afectando a las poblaciones de gato montés, al eliminar numerosos individuos, de forma parecida a las cajas-trampa: según los datos del Grupo de Trabajo

de Ecotoxicología, después de los cánidos el gato montés es, junto con la gineta, la especie de carnívoro silvestre más afectada por los cebos envenenados (Ministerio de Medio Ambiente, datos no publicados).

Por otra parte, un tipo de intoxicación accidental y no intencionada podría aparecer también por la ingesta de productos químicos de uso agrícola e industrial, que se encontrasen en la cadena trófica de los gatos monteses, como sugiere el descubrimiento de algún individuo con dieldrin en sus tejidos (compuesto altamente tóxico para los felinos), y otros tipos de pesticidas (McOrist y Kitchener, 1994), aunque no se conoce para las poblaciones de gato montés el alcance ni la gravedad de esta posible amenaza.

Una amenaza que inquietaba mucho a la comunidad científica hasta hace poco tiempo y que ha generado un gran debate científico (Stahl y Artois, 1991; Nowell y Jackson, 1996), es la “hibridación” o introgresión de alelos procedentes del gato doméstico en el acervo génico de las poblaciones de gato montés, que podrían comprometer su pureza genética. La inquietud inicial se debió fundamentalmente al descubrimiento de que la mayoría de los gatos monteses de Escocia presentaban introgresión (Hubbard *et al.*, 1992), extremo que se confirmaría más adelante en sucesivos trabajos para la población escocesa (Beaumont *et al.*, 2001; Pierpaoli *et al.*, 2003).

Sin embargo la investigación con distintas poblaciones de gato montés en el continente europeo terminó concluyendo que, salvo los casos de Escocia y de Hungría (este país con un grado de introgresión mucho menor en sus poblaciones respecto al de Escocia, del orden del 25 al 31%; véase Lecis *et al.*, 2006), en general el flujo génico entre los gatos domésticos y monteses de las distintas poblaciones europeas es escaso, siendo por tanto, y de momento, solamente un problema local (Randi *et al.*, 2001; Pierpaoli *et al.*, 2003). El mismo resultado se ha encontrado para el gato montés africano en el sur de África (véase Wiseman *et al.*, 2000).

En España, Fernández *et al.* (1992) determinó con análisis craneométricos que al menos el 80% de los gatos monteses de Extremadura eran “puros”, sin que hubiese mezcla con gatos domésticos. Aunque los análisis genéticos, más precisos para el tema

en cuestión, son muy escasos todavía, se ha podido demostrar en una muestra de gatos monteses de la provincia de Albacete que el grado de introgresión que presentaban no superaba el 4% (Ruiz-García *et al.*, 2001). Además, estudios aún en marcha en la provincia de Granada parecen confirmar que tampoco allí la introgresión de alelos procedentes de gato doméstico es frecuente, ya que no se ha encontrado un solo individuo que muestre síntomas de ello (Ballesteros-Duperón *et al.*, en prep.).

Probablemente el grado de introgresión podría aumentar, y convertirse en un serio problema, allí donde exista una población mermada de gato montés (por la alteración del hábitat o por persecución directa), o en zonas de baja densidad de la especie (áreas de baja calidad de hábitat o que han sido recientemente colonizadas), donde la abundancia de gato doméstico sea elevada (Stahl y Artois, 1991). Parecería por tanto que evitar una excesiva presencia humana en el medio natural (asociada con una mayor abundancia de gato doméstico), y sobre todo el mantener poblaciones de gato montés con buenas densidades, sería suficiente para impedir una introgresión significativa.

Algunos autores han llegado a afirmar de hecho que del contacto con los gatos domésticos es mucho más preocupante la posible transmisión de enfermedades que el riesgo de introgresión (Nowell y Jackson, 1996). No obstante, tampoco se ha evaluado la incidencia real y los efectos posibles que el contagio de enfermedades procedentes del gato doméstico pudiera acarrear a las poblaciones de gatos monteses. Algunos virus, como el de la leucemia felina (FeLV), son comunes de por sí y mantenidos por las propias poblaciones de monteses, independientemente de que el gato doméstico pudiera actuar como fuente de infección (McOrist *et al.*, 1991). Aunque no parece ser el caso del virus de la inmunodeficiencia felina (FIV), descrito de momento solamente en una población francesa de gato montés (Fromont *et al.*, 2000), y que podría representar una amenaza real para la especie. Por otra parte, también se ha afirmado que la baja prevalencia de la mayoría de los agentes víricos por un lado, y la vida generalmente solitaria de los gatos monteses por el otro, hace que los virus no puedan dispersarse rápidamente en las poblaciones (Leutenegger *et al.*, 1999).

En definitiva, son varios los factores que amenazan o pueden amenazar la supervivencia de las poblaciones de gato montés a largo plazo. Con el tiempo la



importancia relativa asignada a cada factor ha ido variando, en función de los resultados obtenidos en los diferentes estudios realizados. Por lo aquí descrito, parece comprobado que la destrucción del hábitat y la persecución humana son amenazas directas e importantes para la especie. Sin embargo la introgresión de alelos procedentes del gato doméstico tiene sólo una importancia local, mientras que el alcance de las intoxicaciones indirectas y de las enfermedades se desconoce.

Pero otros posibles factores que podrían reducir también las poblaciones de gato montés no han sido prácticamente considerados. Por ejemplo, las interacciones con predadores de mayor tamaño, cuando se sabe que algunas grandes rapaces, y felinos como los lince (tanto el europeo como el ibérico), el caracal y el leopardo, han dado muerte en ocasiones a ejemplares de gato montés (Schauenberg, 1981; Palomares y Caro, 1999). Aunque probablemente muchas veces la incidencia sobre las poblaciones sea insignificante por anecdótica, es posible que en ciertas situaciones que impliquen a alguna especie en concreto, como el lince ibérico, dicha incidencia no sea desdeñable (García *et al.*, 2001; Gil-Sánchez, comunicación personal).

Por otra parte, es conocido también que la baja disponibilidad de presas, producida por diversas circunstancias, puede afectar muy negativamente a los felinos y otros depredadores (Nowell y Jackson, 1996; Flowerdew y Ellwood, 2001). Así, ha podido comprobarse, por ejemplo, que una densidad excesivamente alta de ungulados en el medio, especialmente de jabalíes y de ciervos, es capaz de alterar de forma significativa la estructura de las comunidades de pequeños mamíferos al destruir la capa superior del suelo, deteriorar el estrato arbustivo y competir ventajosamente en general por los diferentes recursos, de forma tal que insectívoros, roedores y herbívoros de menor tamaño ven disminuir sus densidades poblacionales, llegando incluso a desaparecer por completo (Singer *et al.*, 1984; Putman *et al.*, 1989; Flowerdew y Ellwood, 2001; Smit *et al.*, 2001; Massei y Genov, 2004).

Esta disminución en la abundancia de competidores débiles frente a los grandes ungulados significa de hecho una reducción de los recursos tróficos disponibles para sus predadores principales, amenazando tanto el éxito reproductivo como la continuidad de las poblaciones (véase Flowerdew y Ellwood, 2001). Considerando que en muchos lugares de la Península Ibérica la densidad de ungulados es creciente (Sáez-Royuela y

Tellería, 1986; Carranza, 1999; Bernabeu, 2000), es posible que las densidades de especies presa de diversos predadores estén siendo perjudicadas, lo que podría afectar negativamente a especies como el gato montés, cuya alimentación depende en gran medida de conejos y roedores. Por tanto, en este contexto ecológico es importante investigar si la baja disponibilidad de presas, causada en particular por un exceso de carga de ungulados, puede ser un factor actual de amenaza para las poblaciones ibéricas de gato montés.

## 6. Bibliografía

Artois, M. (1985). Utilisation de l'espace et du temps chez le renard (*Vulpes vulpes*) et le chat forestier (*Felis silvestris*) en Lorraine. *Gibier Faune Sauvage* 3: 33-57.

Artois, M. y Remond, M. (1994). Viral diseases as a threat to free-living wild cats (*Felis silvestris*) in continental Europe. *Veterinary Record* 134: 651-652.

Aymerich, M. (1982). Etude comparative des régimes alimentaires du lynx pardelle (*Lynx pardina*) et du chat sauvage (*Felis silvestris*) au centre de la péninsule Ibérique. *Mammalia* 46: 515-521.

Banks, P.B. (1999). Predation by introduced foxes on native bush rats in Australia: do foxes take the doomed surplus? *Journal of Applied Ecology* 36: 1063-1071.

Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E., Moleón, M., Gil-Sánchez, J.M., Virgós, E. y Chiroso, M. (2004). Distribución de los mamíferos carnívoros en la provincia de Granada. *Acta Granatense* 3: 43-53.

Barja, I. y Bárcena, F. (2005). Distribución y abundancia de gato montés (*Felis silvestris*) en el Parque Natural Os Montes do Invernadeiro (Galicia, NO de España): factores de hábitat implicados y relación con la presencia de zorro y marta. *Galemys* 17(ne): 29-40.

- Barja, I. y Bárcena, F. (2002). La función de las heces en la comunicación olfativa del Gato Montés. IX Congreso Nacional y VI Iberoamericano de Etología. Madrid, 61.
- Beaumont, M., Barratt, E.M., Gotelli, D., Kitchener, A.C., Daniels, M.J., Pritchard, J.K. y Bruford, M.W. (2001). Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Molecular Ecology* 10: 319-336.
- Bernabeu, R.L. (2000). Evaluación económica de la caza en Castilla-La Mancha. Tesis Doctoral. Universidad de Castilla-La Mancha, Toledo.
- Biró, Z., Szemethy, L. y Heltai, M. (2004). Home range sizes of wildcats (*Felis silvestris*) and feral domestic cats (*Felis silvestris* f. *catus*) in a hilly region of Hungary. *Mammalian Biology* 69: 302-310.
- Biró, Z., Lanszki, J., Szemethy, L., Heltai, M. y Randi, E. (2005). Feeding habits of feral domestic cats (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary. *Journal of Zoology, London* 266: 187-196.
- Blanco, J.C. (1998). Mamíferos de España. Volumen I. Ed. Planeta S.A., Barcelona.
- Boutin, S. (1995). Testing predator-prey theory by studying fluctuating populations of small mammals. *Wildlife Research* 22: 89-100.
- Cabrera, A. (1914). Fauna ibérica. Mamíferos. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Cano, C., Ayerza, P. y de la Hoz, J.F. (2006). El veneno en España (1990-2005). Análisis del problema, incidencia y causas. Propuestas de WWF/Adena. WWF/Adena, Madrid.

- Carranza, J. (1999). Aplicaciones de la Etología al manejo de las poblaciones de ciervo del suroeste de la Península Ibérica: producción y conservación. *Etología* 7: 5-18.
- Carvalho, J.C. y Gomes, P. (2001). Food habits and trophic niche overlap of the red fox, European wild cat and common genet in the Peneda-Geres National Park. *Galemys* 13(2): 39-48.
- Carvalho, J.C. y Gomes, P. (2004). Feeding resource partitioning among four sympatric carnivores in the Peneda-Geres National Park (Portugal). *Journal of Zoology, London* 263: 275-283.
- Castells, A. y Mayo, M. (1993). Guía de los mamíferos en libertad de España y Portugal. Ed. Pirámide S.A., Madrid.
- Chiarri, M.A. (1997). El gato montés (*Felis silvestris* Schreber, 1775). En: Atlas provisional de los carnívoros de la Comunidad Valenciana. Roncadell-SECEM. Dirección General del Medio Natural, Generalitat de Valencia, Valencia.
- Condé, B. y Schauenberg, P. (1969). Reproduction du Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris* Schreber) en captivité. *Revue Suisse de Zoologie* 76: 183-210.
- Condé, B., Nguyen-Thi-Thu-Cuc, Vaillant, F. y Schauenberg, P. (1972). Le régime alimentaire du Chat forestier (*Felis silvestris*, Schreber) en France. *Mammalia* 36: 112-119.
- Condé, B. y Schauenberg, P. (1974). Reproduction du Chat forestier (*F. silvestris* Schreber) dans le Nord-Est de la France. *Revue Suisse de Zoologie* 81: 45-52.
- Corbett, L.K. (1979). Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. PhD Thesis. Aberdeen University, Aberdeen.

- Council of Europe (1993). Seminar on the biology and conservation of the wildcat (*Felis silvestris*). Nancy, France, 23-25 September 1992. Council of Europe, Strasbourg.
- Daniels, M.J., Balharry, D., Hirst, D., Kitchener, A.C. y Aspinall, R.J. (1998). Morphological and pelage characteristics of wild living cats in Scotland: implications for defining the 'wildcat'. *Journal of Zoology, London* 244: 231-247.
- Daniels, M.J., Beaumont, M.A., Johnson, P.J., Balharry, D., Macdonald, D.W. y Barratt, E. (2001). Ecology and genetics of wild-living cats in the north-east of Scotland and the implications for the conservation of the wildcat. *Journal of Applied Ecology* 38: 146-161.
- Daniels, M.J., Wright, T.C.M., Bland, K.P. y Kitchener, A.C. (2002). Seasonality and reproduction in wild-living cats in Scotland. *Acta Theriologica* 47: 73-84.
- Dötterer, M. y Bernhart, F. (1996). The occurrence of wildcats in the southern Swiss Jura Mountains. *Acta Theriologica* 41: 205-209.
- Driscoll, C.A., Menotti-Raymond, M., Roca, A.L., Hupe, K., Johnson, W.E., Geffen, E., Harley, E., Delibes, M., Pontier, D., Kitchener, A.C., Yamaguchi, N., O'Brien, S.J. y Macdonald, D. (2007). The Near Eastern Origin of Cat Domestication. *Science Express Reports*. DOI: 10.1126/science.1139518.
- Duarte, J. y Vargas, J.M. (2001). ¿Son selectivos los controles de predadores en los cotos de caza? *Galemys* 13: 1-9.
- Easterbee, N., Hepburn, L.V. y Jefferies, D.J. (1991). Survey of the status and distribution of the wildcat in Scotland, 1983-1987. Nature Conservancy Council for Scotland.
- Errington, P.L. (1946). Predation and vertebrate populations. *Quarterly Review of Biology* 21: 144-177.

- Fernandes, M.L. (1993). Some aspects of the ecology and systematics of the wildcat (*Felis silvestris*) in Portugal. In: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (*Felis silvestris*), Nancy, France, 23-25 September 1992. Council of Europe Press, Strasbourg.
- Fernández, E. y de Lope, F. (1990). Sobre el dimorfismo sexual en el cráneo del gato montés *Felis silvestris* Schreber, 1777 del sudoeste ibérico. *Doñana, Acta Vertebrata* 17: 213-219.
- Fernández, E., de Lope, F. y de la Cruz, C. (1992). Morphologie crânienne du chat sauvage (*Felis silvestris*) dans le sud de la Péninsule ibérique: importance de l'introgression par le chat domestique (*Felis catus*). *Mammalia* 56: 255-264.
- Fitzgerald, B.M. y Karl, B.J. (1986). Home range of feral cats (*Felis catus* L.) in forests of the Orongorongo Valley, Wellington, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 9: 71-81.
- Flowerdew, J.R. y Ellwood, S.A. (2001). Impacts of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry* 74: 277-287.
- French, D.D., Corbett, L.K. y Easterbee, N. (1988). Morphological discriminants of Scottish wildcats (*Felis silvestris*), domestic cats (*F. catus*) and their hybrids. *Journal of Zoology, London* 214: 235-259.
- Fromont, E., Sager, A., Leger, F., Bourgemestre, F., Jouquelet, E., Stahl, P., Pontier, D. y Artois, M. (2000). Prevalence and pathogenicity of retroviruses in wildcats in France. *Veterinary Record* 146: 317-319.
- García-Perea, R., Baquero, R.A., Fernández-Salvador, R. y Gisbert, J. (1996). Desarrollo juvenil del cráneo en las poblaciones ibéricas de gato montés, *Felis silvestris* Schreber, 1777. *Doñana, Acta Vertebrata* 23: 153-164.

- García, F.J., Garrote, G., Guzmán, J.N., Pérez de Ayala, R., Iglesias-Llamas, C., Pereira, P. y Robles, F. (2001). Relaciones espaciales entre lince y otros carnívoros en Sierra Morena (Jaén). V Jornadas de la Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos (SECEM). Vitoria-Gasteiz, 74-75.
- García-Perea, R. (2002). Gato montés europeo Schreber, 1775. Pp: 294-297. En: Palomo, L.J. y Gisbert, J. (eds). 2002. Atlas de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – SECEM – SECEMU, Madrid.
- Gil-Sánchez, J.M. (1998). Dieta comparada del gato montés (*Felis silvestris*) y la jineta (*Genetta genetta*) en un área de simpatria de las Sierras Subbéticas (SE España). *Miscellània Zoològica* 21: 57-64.
- Gil-Sánchez, J.M., Valenzuela, G. y Sánchez, J.F. (1999). Iberian wild cat *Felis silvestris tartessia* predation on rabbit *Oryctolagus cuniculus*: functional response and age selection. *Acta Theriologica* 44: 421-428.
- Glasser, J.W. (1982). A theory of trophic strategies: the evolution of facultative specialists. *Ecology* 63: 250-262.
- Guggisberg, C.A.W. (1975). Wild cats of the world. David & Charles, Newton Abbot, London.
- Guitián, J. y Rey, A.C. (1983). Structure d'une communauté de carnivores dans la cordillere cantabrique occidentale. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)* 37: 115-160.
- Haltenorth, T. (1953). Die Wildkatzen der alten Welt: eine Übersicht über die Untergattung *Felis*. Geest & Portig K.-G., Leipzig.
- Herranz, J. (2001). Efectos de la depredación y del control de predadores sobre la caza menor en Castilla-La Mancha. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

- Hewson, R. (1983). The food of Wild cats (*Felis silvestris*) and Red foxes (*Vulpes vulpes*) in west and north-east Scotland. *Journal of Zoology, London* 200: 283-289.
- Hossfeld, E., Reif, U. y Reith, U. (1993). The wildcat in the Taunus mountains results of preliminary investigations and a draft of a research and protection project. In: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (*Felis silvestris*), Nancy, France, 23-25 September 1992. Council of Europe, Strasbourg.
- Hubbard, A.L., McOrist, S., Jones, T.W., Boid, R., Scott, R. y Easterbee, N. (1992). Is survival of European wildcats *Felis silvestris* in Britain threatened by interbreeding with domestic cats? *Biological Conservation* 61: 203-208.
- IUCN (2006). 2006 IUCN Red List of Threatened Species. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Kitchener, A. (1991). The Natural History of the Wild Cats. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Kitchener, C. y Easterbee, N. (1992). The taxonomic status of black wild felids in Scotland. *Journal of Zoology, London* 227: 342-346.
- Kitchener, A. (1995). The Wildcat. The Mammal Society, London.
- Kitchener, A. C., Yamaguchi, N., Ward, J. M. y Macdonald, D.W. (2005). A diagnosis for the Scottish wildcat (*Felis silvestris*): a tool for conservation action for a critically-endangered felid. *Animal Conservation* 8: 223-237.
- Korpimäki, E. y Krebs, C.J. (1996). Predation and population cycles of small mammals. *Bioscience* 46: 754-764.
- Kozená, I. (1990). Contribution to the food of wild cats (*Felis silvestris*). *Folia Zoologica* 39: 207-212.



- Langley, P.J.W. y Yalden, D.W. (1977). The decline of the rarer carnivores in Great Britain during the nineteenth century. *Mammal Review* 7: 95-116.
- Lecis, R., Pierpaoli, M., Birò, Z.S., Szemethy, L., Ragni, B., Vercillo, F. y Randi, E. (2006). Bayesian analyses of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci. *Molecular Ecology* 15: 119-131.
- Leutenegger, C.M., Hofmann-Lehmann, R., Riols, C., Liberek, M., Worel, G., Lups, P., Fehr, D., Hartmann, M., Weilenmann, P. y Lutz, H. (1999). Viral infections in free-living populations of the European wildcat. *Journal of Wildlife Diseases* 35: 678-686.
- Liberek, M. (1999). Eco-etologie du Chat sauvage *Felis s. silvestris*, Schreber 1777 dans le Jura Vaudois (Suisse). Influence de la couverture neigeuse. Thèse. Université Neuchatel, Neuchatel.
- Lozano, J. y Urra, F. (2007). El gato doméstico, *Felis catus* Linnaeus, 1758. *Galemys* 19(1): 35-38.
- Massei, G. y Genov, P.V. (2004). The environmental impact of wild boar. *Galemys* 16: 135-145.
- Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- McOrist, S., Boid, R., Jones, T.W., Hubbard, A.L., Easterbee, N. y Jarret, O. (1991). Some viral and protozoal diseases of the European wildcat *Felis silvestris*. *Journal of Wildlife Diseases* 27: 693-696.
- McOrist, S. y Kitchener, A.C. (1994). Current Threats to the European Wildcat, *Felis silvestris*, in Scotland. *Ambio* 23: 243-245.
- Mermod, C.P. y Liberek, M. (2002). The role of snowcover for European wildcat in Switzerland. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 48: 17-24.

- Moleón, M. y Gil-Sánchez, J.M. (2003). Food habits of the Wildcat (*Felis silvestris*) in a peculiar habitat: the Mediterranean high mountain. *Journal of Zoology, London* 260: 17-22.
- Nasilov, S.B. (1972). Feeding of wildcat in Azerbaijan. *Soviet Journal of Ecology* 3: 179-180.
- Nowell, K. y Jackson, P. (1996). The wild cats: status survey and conservation action plan. International Union for Nature Conservation, Cat Specialist Group, Gland, Switzerland.
- Okarma, H., Snieszko, S. y Olszanska, A. (2002). The occurrence of wildcat in the Polish Carpathian Mountains. *Acta Theriologica* 47: 499-504.
- Palomares, F. y Caro, T.M. (1999). Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153: 492-508.
- Palomo, L.J. y Gisbert, J. (2002). Atlas de los Mamíferos terrestres de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - SECEM - SECEMU, Madrid.
- Palomo, L. J., Gisbert, J. y Blanco, J. C. (2007). Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad – SECEM – SECEMU, Madrid.
- Parent, G.H. (1975). La migration récente, à caractère invasionnel, du chat sauvage, *Felis silvestris silvestris* Schreber, en Lorraine Belge. *Mammalia* 39: 251-288.
- Petrov, I. (1994). Body measurements of wild cat *Felis silvestris* Schreber, 1777, in Bulgaria. *Mammalia* 58: 304-306.

- Phelan, P. y Sliwa, A. (2005). Range size and den use of Gordon's wildcats *Felis silvestris gordonii* in the Emirate of Sharjah, United Arab Emirates. *Journal of Arid Environments* 60: 15-25.
- Pierpaoli, M., Birò, Z.S., Herrmann, M., Hupe, K., Fernandes, M., Ragni, B., Szemethy, L. y Randi, E. (2003). Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology* 12: 2585-2598.
- Pocock, R.I. (1951). Order Carnivora. Suborder Aeluroidae. Famile Felidae. In: Pocock, R.I. (Ed.). Catalogue of the genus *Felis*. British Museum (Natural History), London.
- Putman, R.J., Edwards, P.J., Mann, J.C.E., How, R.C. y Hill, S.D. (1989). Vegetational and faunal changes in an area of heavily grazed woodland following relief of grazing. *Biological Conservation* 47: 13-32.
- Ragni, B. (1978). Observations on the ecology and behaviour of the wild cat (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Italy. *Carnivore Genetics Newsletters* 3: 270-274.
- Ragni, B. (1981). Gatto selvatico *Felis silvestris* Schreber, 1777. In: Distribuzione e biologia di 22 specie di mamiferi in Italia, Roma, pp 105-113. Consiglio Nazionale delle Ricerche.
- Ragni, B. y Randi, E. (1986). Multivariate analysis of craniometric characters in European wild cat, Domestic cat, and African wild cat (genus *Felis*). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 51: 243-251.
- Ragni, B. y Possenti, M. (1996). Variability of coat-colour and markings system in *Felis silvestris*. *Italian Journal of Zoology* 63: 285-292.
- Randi, E. y Ragni, B. (1991). Genetic variability and biochemical systematics of domestic and wild cat populations (*Felis silvestris*: Felidae). *Journal of Mammalogy* 72: 79-88.

- Randi, E., Pierpaoli, M., Beaumont, M., Ragni, B. y Sforzi, A. (2001). Genetic Identification of Wild and Domestic Cats (*Felis silvestris*) and Their Hybrids Using Bayesian Clustering Methods. *Molecular Biology and Evolution* 18: 1679-1693.
- Ruiz-García, M., García-Perea, R., García, F.J. y Guzmán, N. (2001). Primeros resultados sobre el análisis genético de poblaciones españolas de gato montés (*Felis silvestris*) y su posible hibridación con gatos domésticos (*Felis catus*). V Jornadas de la Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos (SECEM). Vitoria-Gasteiz, 123.
- Sáez-Royuela, C., Tellería, J.L. (1986). The increased population of the Wild Boar (*Sus scrofa*) in Europe. *Mammal Review* 16: 97-101.
- Sarmiento, P. (1996). Feeding ecology of the European wildcat *Felis silvestris* in Portugal. *Acta Theriologica* 41: 409-414.
- Schauenberg, P. (1977). Longueur de l'intestin du Chat forestier *Felis silvestris* Schreber. *Mammalia* 41: 357-360.
- Schauenberg, P. (1969). L'identification du Chat forestier d'Europe *Felis s. silvestris* Schreber, 1777, par une méthode ostéométrique. *Revue Suisse de Zoologie* 76: 433-441.
- Schauenberg, P. (1981). Elements d'écologie du chat forestier d'Europe *Felis silvestris* Schreber, 1777. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)* 35: 3-36.
- Sinclair, A.R.E. y Pech, R.P. (1996). Density dependence, stochasticity, compensation, and predator regulation. *Oikos* 75: 164-173.
- Singer, F.J., Swank, W.T. y Clebsch, E.E.C. (1984). Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *Journal of Wildlife Management* 48: 464-473.

- Sládek, J. (1973). The quantitative composition of the food of the wildcats (*Felis silvestris*) living in the West Carpathians. *Biologia Bratislava* 28: 127-137.
- Smit, R., Bokdam, J., den Ouden, J., Olf, H., Schot-Opschoor, H. y Schrijvers, M. (2001). Effects of introduction and exclusion of large herbivores on small rodent communities. *Plant Ecology* 155: 119-127.
- Smithers, R.H.N. (1983). Mammals of the southern African subregion. Mammal Research Institute, Pretoria.
- Sommer, R.S. y Benecke, N. (2006). Late Pleistocene and Holocene development of the felid fauna (Felidae) of Europe: a review. *Journal of Zoology, London* 269: 7-19.
- Stahl, P. (1986). Le Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris* Schreber, 1777). Exploitation des ressources et organisation spatiale. Thèse. Université Nancy, Nancy.
- Stahl, P., Artois, M. y Aubert, M.F.A. (1988). Organisation spatiale et déplacements des chats forestiers adultes (*Felis silvestris*, Schreber, 1777) en Lorraine. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)* 43: 113-131.
- Stahl, P. y Artois, M. (1991). Status and Conservation of the wild cat (*Felis silvestris*) in Europe and around the mediterranean rim. Council of Europe, Strasbourg.
- Stahl, P. y Leger, F. (1992). Le chat sauvage (*Felis silvestris*, Schreber, 1777). In: Artois, M. y Maurin, H. (eds). Encyclopédie des Carnivores de France. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères (S.F.E.P.M.), Bohallard, Puceul.
- Stephens, D.W. y Krebs, J.R. (1986). Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton.
- Sunquist, M. y Sunquist, F. (2002). Wild Cats of the World. The University of Chicago Press, Chicago.

- Teplov, V.P. (1938). Materials on the biology of *Felis silvestris* in the Caucasus Reserve. *Trudy Kavkazskogo gos. Zapovednika* 1: 331-341.
- Tinaut, A. y Ruano, F. (2002). Biodiversidad, clasificación y filogenia. Pp: 293-306. En: Soler, M. (Ed). Evolución. La base de la biología. Proyecto Sur de Ediciones S.L., Granada.
- Tryjanowski, P., Antczak, M., Hromada, M., Kuczynski, L. y Skoracki, M. (2002). Winter feeding ecology of male and female European wildcats *Felis silvestris* in Slovakia. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 48: 49-54.
- Urra, F. (2003). El gato montés en Navarra: Distribución, ecología y conservación. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Virgós, E., Llorente, M. y Cortés, Y. (1999). Geographical variation in genet (*Genetta genetta* L.) diet: a literature review. *Mammal Review* 29: 119-128.
- Virgós, E. (2001). Relative value of riparian woodlands in landscapes with different forest cover for medium-sized Iberian carnivores. *Biodiversity and Conservation* 10: 1039-1049.
- Virgós, E., Tellería, J.L. y Santos, T. (2002). A comparison on the response to forest fragmentation by medium-sized Iberian carnivores in central Spain. *Biodiversity and Conservation* 11: 1063-1079.
- Virgós, E. y Travaini, A. (2005). Relationship between Small-game Hunting and Carnivore Diversity in Central Spain. *Biodiversity and Conservation* 14: 3475-3486.
- Wiseman, R., O’Ryan, C. y Harley, E.H. (2000). Microsatellite analysis reveals that domestic cat (*Felis catus*) and southern African wild cat (*F. lybica*) are genetically distinct. *Animal Conservation* 3: 221-228.

- Wittmer, H.U. (2001). Home range size, movements, and habitat utilization of three male European wildcats (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Saarland and Rheinland-Pfalz (Germany). *Mammalian Biology* 66: 365-370.
- Yamaguchi, N., Driscoll, C.A., Kitchener, A.C., Ward, J.M. y Macdonald, D.W. (2004a). Craniological differentiation between European wildcats (*Felis silvestris silvestris*), African wildcats (*F. s. lybica*) and Asian wildcats (*F. s. ornata*): implications for their evolution and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 47-63.
- Yamaguchi, N., Kitchener, A.C., Driscoll, C.A., Ward, J.M. y Macdonald, D.W. (2004b). Craniological differentiation amongst wild-living cats in Britain and southern Africa: natural variation or the effects of hybridisation? *Animal Conservation* 7: 339-351.

# OBJETIVOS

---



- Obtención de modelos de abundancia de gato montés, a distintas escalas espaciales, en base a diferentes tipos de hábitat y características estructurales del medio, para determinar los requerimientos ecológicos de la especie y examinar así la hipótesis de la preferencia del hábitat forestal.
- Determinar la influencia de la presencia y abundancia de conejo de monte sobre la abundancia de gato montés.
- Describir la dieta del gato montés a escala regional y bajo diferentes condiciones ecológicas, así como examinar la hipótesis de la especialización trófica en roedores o la alternativa de una especialización facultativa con preferencia del conejo de monte.
- Revisar la dieta del gato montés europeo a escala continental y describir los patrones biogeográficos en la diversidad trófica de la especie, así como contrastar la hipótesis de la especialización trófica facultativa sobre el conejo a dicha escala espacial.
- Examinar la posibilidad de que las poblaciones de ungulados puedan afectar de forma negativa a las de gato montés, como consecuencia de una posible reducción de la disponibilidad de presas (particularmente de conejo) producida por las interacciones competitivas entre estas y los ungulados.
- Establecer la tendencia de población reciente del gato montés en una región del centro de España, así como examinar la posible influencia de variables de hábitat y de la variación de la abundancia de conejo sobre los cambios locales del felino.
- Realizar una primera aproximación a la posibilidad de que en tiempo reciente la población de gato montés haya podido regular o limitar el crecimiento de las poblaciones de conejo, en base a las tendencias poblacionales de ambas especies.

# CAPÍTULO 1

---

**Importancia de los mosaicos de matorral – pastizal para  
los gatos silvestres en un área mediterránea:  
implicaciones para la conservación del Gato montés  
(*Felis silvestris*)**

**Publicado en  
*Biodiversity and Conservation* (2003)**

**J. Lozano, E. Virgós, A.F. Malo, D.L. Huertas y J.G. Casanovas**

## RESUMEN

El gato montés (*Felis silvestris*) es una especie amenazada, y la gestión adecuada de los bosques ha sido considerada crucial para su conservación en Europa. Sin embargo, esta recomendación puede no ser general debido a la carencia de estudios que pruebe esta hipótesis en el área mediterránea, donde el paisaje es muy diferente del encontrado en el norte y centro de Europa. En este estudio, se analizan las asociaciones de los gatos silvestres con diferentes hábitats a través del muestreo de excrementos en 78 áreas distribuidas en los cuatro tipos principales de vegetación del área mediterránea del centro de España, donde las poblaciones de gatos domésticos asilvestrados son probablemente escasas o restringidas. Los resultados muestran una mayor aparición de gatos silvestres (vale decir, monteses) en paisajes formados por mosaicos de matorral-pastizal, más que en bosques. Se aportan varias recomendaciones aplicadas: (1) incluir los mosaicos de matorral-pastizal como hábitats protegidos para los gatos monteses; (2) favorecer más estudios sobre la importancia de este hábitat en otras áreas; (3) evitar la destrucción de los matorrales asociada a las prácticas de gestión contra incendios o al desarrollo de infraestructuras; (4) promover prácticas de gestión del territorio que incrementen estos mosaicos, así como el uso de especies de matorral en los programas de reforestación basados en la Política Agrícola Europea.



## Importance of scrub–pastureland mosaics for wild-living cats occurrence in a Mediterranean area: implications for the conservation of the wildcat (*Felis silvestris*)

J. LOZANO<sup>1</sup>, E. VIRGÓS<sup>2,\*</sup>, A.F. MALO<sup>3</sup>, D.L. HUERTAS<sup>4</sup> and J.G. CASANOVAS<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Grupo de Ecología Aplicada, C/Luis Mitjans 44, 11, E-28007 Madrid, Spain; <sup>2</sup>Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (CSIC-UCLM-JCCM), C/Libertad 7A, E-13004 Ciudad Real, Spain; <sup>3</sup>Departamento Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), C/José Gutiérrez Abascal 2, E-28006 Madrid, Spain; <sup>4</sup>C/Doce de Octubre 25, 3º C, E-28009 Madrid, Spain; <sup>5</sup>Departamento de Ciencias del Medio Ambiente, Universidad Castilla-La Mancha, Avda. Carlos III s/n, E-45071 Toledo, Spain; \*Author for correspondence (e-mail: evirgos@irec.uclm.es)

Received 19 October 2001; accepted in revised form 15 May 2002

**Key words:** *Felis silvestris*, Forests, Landscape and micro-habitat scales, Mediterranean area, Scrublands, Wild-living cats

**Abstract.** The European wildcat (*Felis silvestris*) is a threatened species in Europe. Suitable management of forests has been considered crucial for its conservation in Europe. However, this recommendation may not be general due to the lack of studies that test these hypotheses in the Mediterranean area, where landscapes are very different from those of central-north Europe. In this study, wild-living cat habitat associations were analyzed by means of scat surveys in 78 areas distributed in the four main vegetation types of the Mediterranean area of central Spain, where feral cat populations are probably scarce and restricted. Results show higher occurrences of wild-living cats in landscapes covered by scrub–pastureland mosaics rather than forests. Several applied recommendations are given: (1) to include the scrub–pastureland mosaics as protected habitats for wildcats; (2) to encourage further studies about the importance of this habitat in other areas; (3) to avoid the extensive scrubland removal associated with management practices against fires or infrastructure development; and (4) to promote land management practices that enhance these mosaics, and to use shrub species in the reforestation programmes founded by the European Agricultural Policy.

### Introduction

The European wildcat (*Felis silvestris*) is distributed over a wide geographical area that ranges from West Europe to central India, including Africa (Stahl and Artois 1991). However, detailed knowledge of wildcat distribution is lacking in most African countries, but also in European countries of the Mediterranean area such as Spain (Stahl and Artois 1991; Council of Europe 1992). Nevertheless, the Mediterranean area represents one half of the distribution range of the species in Europe, these wildcat populations living in lower human population density areas and thus probably suffering less introgression of domestic cat genes (Fernández et al. 1992). These conditions are considered by Daniels et al. (1998) as useful to define areas

where conservation of wildcats may be prioritaire. Conservation of wildcats in the Mediterranean area may then be regarded as an important element of the wildcat conservation in Europe.

In Europe, the wildcat has disappeared from much of its original distribution area, resulting in severe fragmentation of its populations. This has caused an increase in wildcat extinction risk (see below), which, along with the lack of sufficient knowledge of its biology (Stahl and Artois 1991), led to the inclusion of this species in the II Appendix of the Bern Convention, where strictly protected Europe-wide taxa are registered.

The European Council underlines two basic extinction risks for this species (Stahl and Artois 1991). First, hybridisation between wildcats and domestic cats (*Felis catus*), which may threaten the status of wildcat as a genetically distinct species (Hubbard et al. 1992; Nowell and Jackson 1996). The distinction between wildcats, domestic cats and their hybrids appears to be difficult; probably the criteria to define wildcats are not exclusive and essentially there is a 'cline' of wild-living cats, ranging from domestic to wildcats (Daniels et al. 1998). Although the degree of interbreeding between domestic and wildcats is unknown, there is a lot of empirical evidence about the importance of this phenomenon in nature (see Daniels et al. 1998, 2001; Beaumont et al. 2001). So, guidelines for conservation need to recognize this threat and use different management or decision tools to mitigate the effects of hybridization [see Daniels et al. (1998, 2001) for recommendations].

The second extinction risk is habitat destruction, which leads to fragmentation and isolation of its populations. Thus, preservation of wildcat habitat is regarded as a guarantee for the long-term conservation of the species. The conservation of suitable habitats includes the need for conservation of the main prey of wildcats; to address this point it is necessary to know the relationship between wildcat occurrence and main prey abundance and distribution, as well as the relationship between prey abundance and habitat correlates. In most of Europe, wildcats are mainly rodent predators (Stahl and Leger 1992), but in Spain and other areas, the rabbit is a very important prey (Aymerich 1982; Gil-Sánchez et al. 1999) and probably to some extent shapes the distribution or abundance of wildcats.

However, there are few studies in which ecological requirements and optimal habitat features for the species are described, and most of them are poorly performed (see critical review in Stahl and Leger 1992). Although Langley and Yalden (1977) stated that wildcat population decline in the British Isles was a consequence of deforestation, they also claimed that wildcat was not a typical forest species. Moreover, in other studies it is reported that wildcats use a wide variety of habitats (Stahl and Leger 1992), displaying an individual and seasonal variation in habitat selection (Wittmer 2001). Surprisingly, the idea that the wildcat is a typical forest species prevails in the literature, probably due to the first reports on the species (Parent 1975; Schauenberg 1981). In the Mediterranean region, particularly in the Iberian Peninsula, this idea is generally assumed in non-scientific reports (Aymerich 1993; Castells and Mayo 1993; Ferreras et al. 1999). From an applied and conservation perspective, this assumption may have serious consequences, given that the Council of Europe exclusively recommends the preservation of forests,

agricultural land and their traditional practices as the conservation strategy for the wildcat. No reference is made to other habitats without protection in Europe, such as scrublands, which are widely distributed in the Mediterranean area but are very restricted or absent in central and northern Europe. These recommendations may be the key points of the future action plans for wildcats in some countries such as Spain, where species cited in the II Appendix of the Bern Convention are under a particular figure of protection, requiring these action plans for the conservation of the species listed in this conservation category. These plans are normally based on the scientific literature on the species, but for species with scarce scientific information, they are based on recommendations of the European Council, IUCN groups or other international agencies.

Thus, basic assumptions about the association between wildcat occurrence and habitat variables still remain to be tested. The aim of this work is to assess the relevance of different types of habitat in a Mediterranean region of central Spain, both at microhabitat and macrohabitat (landscape) scale. More precisely, we tested if forest cover, at landscape scale, or tree cover, at microhabitat scale, are the key habitat features for wildcat habitat selection in this area, or if, alternatively, scrublands or other highly available habitats (e.g. croplands, pasturelands) may play a key role for wildcats in the Mediterranean region.

## Methods

### *Study area*

Fieldwork was conducted in the centre of the Iberian Peninsula during autumns and springs from 1997 to 1999. We sampled 78 km of trails scattered in a region covering 2916 km<sup>2</sup> (Figure 1) and located in a region with a pronounced orography (500–2000 m) and relatively low human population; suitable conditions for a potential wildcat population and an ‘area based approach’ for wildcat conservation such as proposed by Daniels et al. (1998, 2001). The trails were distributed across different habitat types in this region. Interestingly, the pronounced orography created by the Guadarrama mountain range in our study area allows the occurrence, in a relatively small area, of the basic habitat types (defined in the present study as ‘vegetation types’) from the Iberian Peninsula: Mediterranean plain vegetation areas (500–800 m above sea level, hereafter m a.s.l.), Mediterranean mountainous vegetation areas (950–1050 m a.s.l.), deciduous oak habitats (1250–1700 m a.s.l.) and mountain pine habitats (1250–1800 m a.s.l.). Mediterranean vegetation, both in plains and mountains, is a mixture of forests dominated by the Holm oak (*Quercus ilex*) and scrublands whose main understory shrub species are *Cistus ladanifer* and *Retama sphaerocarpa*. These mosaics are occasionally interspersed with Mediterranean pines (*Pinus pinaster* and *Pinus pinea*) and *Juniperus oxycedrus*. The predominant climate is dry and hot with a pronounced drought in summer, but to a lesser extent in the mountains (Rivas-Martínez et al. 1987). In addition to climatic and elevation differences, these Mediterranean areas showed marked differences in

vegetation structure and human land use, the plains being basically devoted to game hunting activities and the mountains to cattle raising. Deciduous oak habitats comprise Pyrenean oaks (*Q. pyrenaica*), with *Cistus laurifolius* and *Cytisus scoparius* as the main understory shrub species. In this habitat, forests are dominant in the landscape, and scrublands are spatially restricted. Here, the climate is more humid and cooler than in the Mediterranean vegetation area and there is a less pronounced drought. Mountain pine habitats comprise *P. sylvestris* with a smaller understory shrub cover (*Cytisus* sp.), and have harsher climatic conditions than deciduous oak habitats, with colder winters where snow may lie for several weeks (Rivas-Martínez et al. 1987).

#### Wildcat surveys

Wildcat middens (scat accumulations) were present in trails and paths scattered throughout the study area, as they are commonly used as scent marking sites by the species (Corbett 1979). Scat surveys were preferred over trapping campaigns or questionnaires as a measure of occurrence of wildcats at landscape scale. Large-scale (over a landscape) trapping campaigns are costly and associated risks (for example, harming individuals) could exceed potential benefits of a distribution study. Questionnaires submitted to experts, gamekeepers or forest rangers (Easterbee et al. 1991) are less expensive than trapping and equivalent to scat surveys, but data may be biased because they may reflect the interviewed people distribution rather than the species distribution, as a consequence of absence of sampling homogeneity.

Morphological characteristics, such as size, colour, odour or composition were

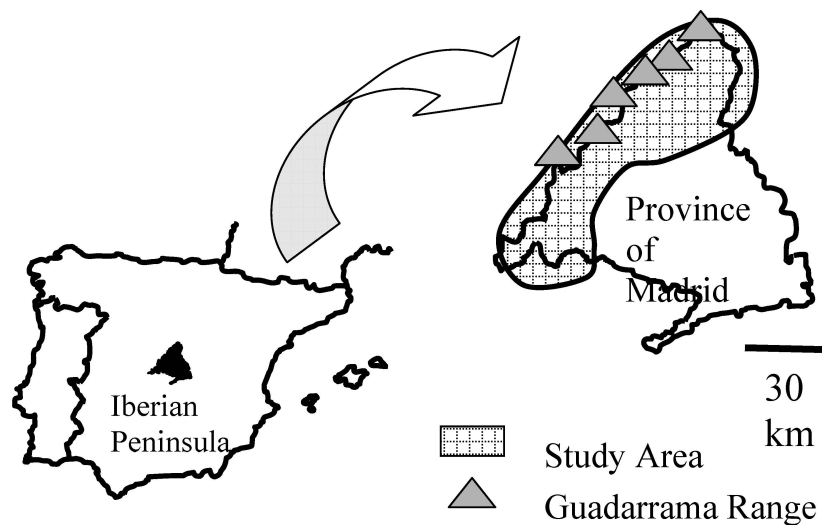


Figure 1. Location of the study area in the Iberian Peninsula and within the Madrid province.

used to distinguish wildcat scats from those of red foxes *Vulpes vulpes*, stone martens *Martes foina* or domestic dogs *Canis familiaris*. It was also possible to objectively differentiate wildcat scats from those of fox, using the dry scat weight (Hewson 1983).

It was much more difficult to distinguish between domestic cat and wildcat scats, and this problem needs to be discussed further to analyse the relationship between habitat variables and cat scats. Although our study area is located in an area with good environmental correlates for the persistence of wildcat populations, it is clear that a potential interbreeding between wildcats and feral domestic cats may occur, and potentially, the co-existence of wildcats, feral cats and their hybrids is possible in nature (Daniels et al. 1998, 2001). In this respect, Daniels et al. (1998) proposed the term 'wild-living cats' to refer to these populations of cats of potentially diverse characteristics. We use this term hereafter because we considered that feral cats and wildcats show similar habitat preferences (Daniels et al. 1998, 2001); thus, wild-living cats' habitat preferences may fit well with wildcat preferences. Despite this, we considered that a great number of scats may be considered as pertaining to wildcats, because of orography, good historical wildcat populations (Blas Aritio 1964) and the following additional arguments: (a) we did not consider those scats greater than 6.1 cm length and less than 1.4 cm diameter, which are very probably of feral cats (Corbett 1979); (b) during the study period we performed a trapping campaign in a 45 km<sup>2</sup> area in the mountains of central Spain (252 trap-nights). We captured two wildcats and several other predators (including feral dogs), but never a domestic cat. Other researchers trapping wildcats in other Mediterranean mountain areas of central Spain indicated that domestic cats comprised less than 5% of all captures (F.J. García, personal communication).

Although scat surveys have been widely used in carnivore studies (Conroy and French 1987; Cavallini 1994; Virgós and Casanovas 1998), this methodology may present two possible drawbacks: (1) potential differences in the defecation or scat decay rates across seasons or habitat types, and (2) the likelihood of collecting scats from non-sedentary or dispersing individuals. In order to diminish the former possible drawback, we surveyed only during autumn and spring, since these two seasons present very similar climatic conditions in the Mediterranean region. We considered that defecation rate was not affected by habitat type, because the diet is composed of similar mammal species in all cases (Authors, unpublished data). Defecation rate is mainly affected by the consumption of fruits (Andelt and Andelt (1984) for coyotes *Canis latrans*), but wild-living cats rarely feed on fruits. Although decay rates may be affected by climatology and, therefore, they may change among habitats, wild-living cat scats may persist under normal rainfall conditions during a long period (see 'Survey design' subsection); they may even persist in the same location after heavy rainfalls (E. Virgós, unpublished data). In addition, we did not survey during snow, or under adverse weather conditions, and we always left a minimum of 2 days since the last rain before collecting scats from trails. The second possible drawback is not relevant to wild-living cats, because juveniles and dispersing adults are known not to conspicuously mark in trails, probably to avoid agonistic encounters with territorial individuals (Corbett 1979).



*Survey design*

The distribution of the 78 km was practically homogeneous throughout the four vegetation types: 16 km in the Mediterranean vegetation in the mountains, 16 km in the Mediterranean vegetation in the plains, 21 in deciduous oak habitats and 25 in the mountain pine habitats. The basic sample unit was 1 km survey along trails. Each kilometre sampled was separated from the next by at least 1 km in order to avoid spatial data dependence problems. Surveys were randomly selected in each vegetation type, provided that trail widths ranged from 1 to 3 m. Every sample unit was surveyed only once, for the following reasons: (1) resident wild-living cats mark their territories by depositing their scats in conspicuous places, such as low-height shrubs or rocks on paths and trails (Corbett 1979). Thus, assuming a wild-living cat mean home range area of 4 km<sup>2</sup> (Schauenberg 1981; Artois 1985; Stahl et al. 1988; Genovesi and Boitani 1992; Scott et al. 1992) and inter-sexual territory overlap (Stahl et al. 1988), there is a high probability of assessing wild-living cat presence by means of 1 km surveys; (2) to control for wild-living cat scat decay rates, four trails were surveyed regularly over a 6-month period (March–August 1999). Once a month scats were collected from each trail, two of them were known to be located within the home range area of two radio-tracked wildcats (Authors, unpublished data). We determined that the mean scat appearance frequency was  $3.98 \pm 0.82$  per km per month. Nine scats were collected from the same trail in the first survey, suggesting that they can easily remain for 3 months in a Mediterranean environment before decaying. Furthermore, we know that wild-living cats frequently use trails as marking sites, since scats appeared regularly throughout the 6-month period on the study trails. Thus, the long decay rate of scats, together with the knowledge of the home-range area of wild-living cats, makes it likely that, if the species is present in the area, a scat will be recorded in one or more of the sample units (i.e. a kilometre) of the study trails.

*Wild-living cat occurrence indexes and variable measurements*

A wild-living cat occurrence index was calculated dividing the basic 1 km surveys into five sections of 200 m and subsequently recording the number of sections with wild-living cat scat occurrence (0 min–5 max/km). This value was used as a relative index of wild-living cat presence. The rabbit abundance index was calculated as the total number of latrines per kilometre (Palma et al. 1999). Rabbit latrines were recorded each 200 m by means of orthogonal transects (50 m long and 1 m wide) to the 200 m segment. To describe microhabitat structure, various variables were calculated, each 200 m along the main transect by means of visual estimation. Following Corbett (1979), Easterbee et al. (1991) and Stahl and Leger (1992), the microhabitat structure variables considered to be relevant for wild-living cat predatory and resting activities were: tree cover (%), shrub cover (%), open ground cover (%), rock cover (%), average tree height and a wild-living cat shelter index (shelter availability). Every 200 m these variables were visually estimated in a 25 m

radius around one of us, and the wild-living cat shelter index was given a number from 1 to 5, according to the environment visual permeability and the existence of cavities in rocks and trees. The wild-living cat shelter index was finally calculated as the mean shelter value per surveyed kilometre.

Wild-living cat habitat characterisation at a landscape scale was determined calculating the following variables: forest cover (%), pastureland cover (%), cropland cover (%), scrubland cover (%), urban cover (%), number of watercourses, roughness index and mean elevation (m a.s.l.). These variables have been hypothesised to be determinants of wild-living cat suitability at a landscape scale (Easterbee et al. 1991; Stahl and Leger 1992). In order to quantify the landscape variables, we used land-use maps (1:50000) and defined an area of 9 km<sup>2</sup> around each particular trail surveyed. On this surface, landscape variables were measured through a grid with 121 evenly spaced points, where the number of points lying in each cover type was recorded. The 9 km<sup>2</sup> area used covers the majority of wildcat home range sizes reported in the literature, except for extreme values (Scott et al. 1992; Urra 1997). In addition, a roughness index was measured as the mean number of 20 m elevation curves intercepted by four lines (one in each cardinal direction) originating from the centre of the 9 km<sup>2</sup> area. Watercourses were recorded by counting their total number in the 9 km<sup>2</sup> area, and the mean elevation was calculated as the average value of the 121 points used in the landscape cover estimate.

### *Statistical analyses*

Normality and homogeneity of variance were verified for all variables, and those that did not account for parametric test requirements were normalised or tested for positive kurtosis (Underwood 1996). Original variables were summarised to a few orthogonal factors by means of principal component analysis (PCA). PCA factors entered as predictors in the subsequent multiple regression models employed. The wild-living cat occurrence index was used as response variable in the model and PCA factors and the vegetation type were entered in the model as predictors. Vegetation type was codified as dummy variables. To select the variables for the model, a forward stepwise method was performed ( $F$  to enter = 4.00,  $F$  to remove = 3.99). All statistical analyses were conducted with the STATISTICA 5.0 computer package for Windows.

## **Results**

### *Wild-living cat occurrence in the surveys*

Wild-living cat presence was recorded in 33 of the surveys, so that the species is absent in most of the surveys (45). Moreover, we have only found 83 scats over the whole survey. When only surveys with wild-living cat presence were considered, the mean number of 200 m segments with wild-living cat scats was 1.5 and the mean number of scats per surveyed kilometre was 2.43.

Wild-living cats showed a similar occurrence among the different vegetation types studied, with non-significant differences in the occurrence index ( $F_{3,74} = 1.46$ ,  $P = 0.23$ , see Figure 2).

#### *PCA and multiple regression analysis*

The PCA performed with the original variables rendered five factors that explained 73.7% of the total variance. The first factor generated a gradient from elevated rough and dense covered forests (positive scores) to croplands with high rabbit abundance (negative scores). The second factor accounted for areas where pastureland and urban cover predominated (negative scores), as opposite to areas where scrublands and watercourses with abundant rabbits predominated (positive scores). The third

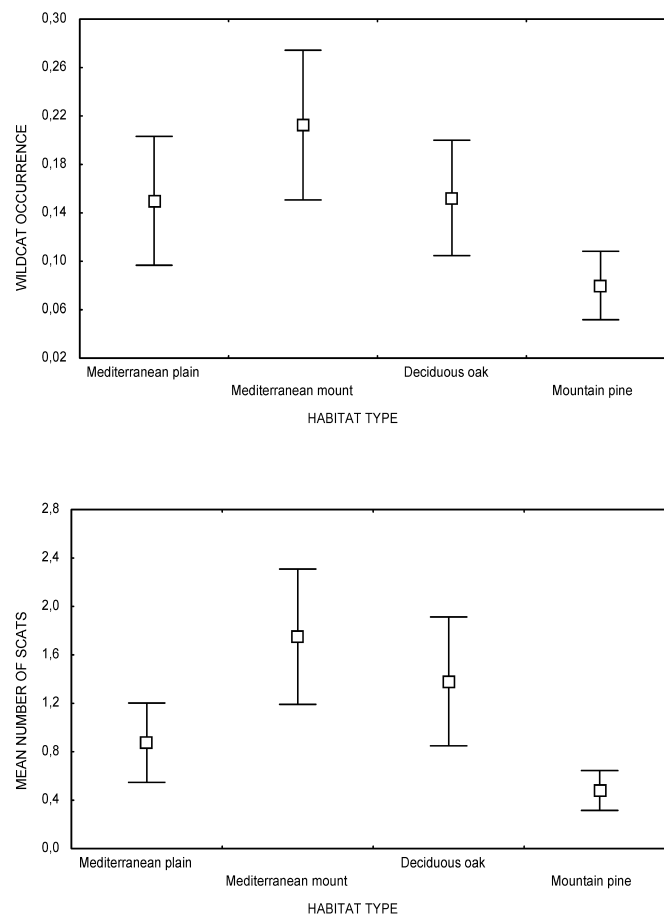


Figure 2. Mean and standard errors of wild-living cat occurrence and number of scats/km in the four habitat types sampled.

Table 1. Results from the PCA performed with microhabitat and macrohabitat variables used to describe the wildcat habitat (asterisks indicate significant correlations between original variables and factors).

Variables	Factors				
	1	2	3	4	5
Rabbit abundance index	−0.761*	0.241*	0.087	−0.311*	0.029
<i>Microhabitat variables</i>					
Tree cover	0.675*	0.035	0.400*	0.340*	−0.231*
Shrub cover	−0.097	0.005	−0.896*	−0.091	−0.080
Open ground cover	0.141	0.012	0.154	0.095	0.891*
Rock cover	0.207	−0.219	0.040	0.428*	0.189
Tree height	0.590*	0.076	0.406*	0.447*	−0.054
Shelter index	0.071	0.048	−0.658*	0.422*	−0.251*
<i>Macrohabitat variables</i>					
Forest cover	0.467*	0.123	0.029	0.819*	0.095
Pastureland cover	−0.191	−0.466*	−0.084	−0.683*	0.058
Cropland cover	−0.838*	0.174	0.018	−0.028	−0.160
Scrubland cover	−0.067	0.338*	0.083	−0.837*	−0.089
Urban cover	0.057	−0.864*	0.021	0.037	−0.026
Number of watercourses	−0.154	0.411*	−0.339*	−0.512*	0.405*
Roughness index	0.800*	0.064	0.091	0.076	0.152
Elevation	0.906*	0.088	0.038	0.189	0.054
Eigenvalue	3.91	1.42	1.73	2.93	1.19
% Explained variance	26.0	9.5	11.6	19.6	8.0

factor generated a gradient that separates areas with high shrub cover (microhabitat) and shelter index (negative scores) from areas with high tree cover (microhabitat) and high vegetation height (positive scores). The fourth factor included both microhabitat and macrohabitat variables and separated forested areas with high tree and rock cover (positive scores) from those with high scrub and pastureland cover and abundant rabbits (negative scores). Finally, the fifth factor separated areas with high open ground cover and abundant watercourses (positive scores) from dense tree cover with high shelter index (negative scores) (see Table 1).

These PCA factors were used in a multiple regression analysis which yielded a significant model ( $F_{2,75} = 5.62$ ,  $P = 0.005$ ; explained variance: 13%). This model included the third and fourth factor, both of them negatively associated. Vegetation types (included as dummy variables) were not included in the regression model. The wild-living cats occurrence index was associated to areas where shrub areas with high shelter at a microhabitat scale predominate (factor 3), as well as to those areas with scrub–pastureland mosaics and rabbit abundance at a macrohabitat scale (factor 4; Figure 3, Table 2).

In summary, wild-living cats were not linked to areas where forest cover or tree cover predominated. In contrast, they were mainly associated to mosaics of scrublands and pasturelands at landscape scale or to areas where shrub cover was high at microhabitat scale. Watercourse abundance was also associated to the wild-living cat occurrence index, and rabbit abundance was positively linked to the occurrence index.

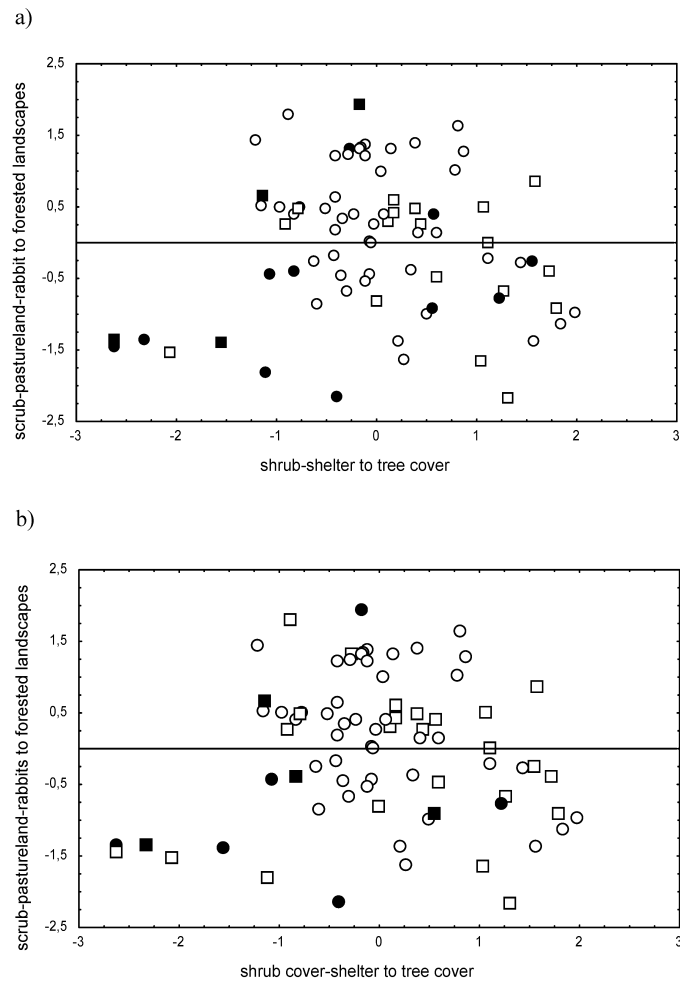


Figure 3. Distribution of survey trails in the environmental gradients generated by the third and fourth factor from PCA. Graph (a) shows the data from wild-living cat occurrence (open circles: 0; open squares: 0.2; solid circles: 0.4; solid squares: 0.6–0.8). Graph (b) shows the data from number of scats/km (open circles: 0; open squares: 1–2/km; solid circles: 3–4/km; solid squares: 5–10/km).

Table 2. Variables included in the final model from the forward stepwise multiple regression between wildcat occurrence and PCA factors.

Variable	$\beta$	B	$t_{(75)}$	P-level
Intercept		0.141	6.46	<0.001
Factor 3 (shrub vs. tree cover gradient)	−0.270	−0.055	2.51	0.014
Factor 4 (scrub–pastureland vs. forest cover gradient)	−0.239	−0.049	2.22	0.029

## Discussion

### *Use of scat surveys as occurrence index*

Scat surveys have been widely used as an indirect method to estimate an occurrence index in different carnivore species (Conroy and French 1987; Cavallini 1994; Virgós and Casanovas 1998). Scat surveys allow us to quickly and cost-efficiently obtain baseline data to established main conservation guidelines for evasive and rare species. Then, we consider that this approach is suitable to study associations between habitat and wild-living cat occurrence over a large-scale study area. In addition, we avoid the main drawbacks from this approach (differences in defecation or decay rates, age-specific differences in marking behaviour, and so on).

### *Wild-living cat–habitat relationships*

Parent (1975) was probably the author who contributed the most to extend the idea of the wildcat as a typical forest species, although other studies (Guggisberg 1975; Ragni 1978; Schauenberg 1981) also supported this idea. Parent (1975) stated that wildcat survival and dispersal patterns relied on continuous forest and dismissed the importance of scrublands, considering them mere corridors through deforested areas. However, Corbett (1978) showed that wildcats in northeast Scotland were particularly abundant in underdeveloped coniferous forests associated with dense shrub cover. Easterbee et al. (1991) suggested that this could be due to a higher rodent abundance in this type of forest, which diminishes as the forest advances to maturity; thus implying that habitat suitability for the wildcat would depend on tree structure and prey availability. This would explain the progressive abandonment of certain forests suggested by Easterbee et al. (1991) and the general view that the wildcat avoids large and homogeneous coniferous forests (Castells and Mayo 1993; Roncadell-SECEM 1997).

The significance of scrubland, being a medium rich in preys (mainly rodents and rabbits; Moreno and Villafuerte 1995) and shelter, has been pointed out in various radiotracking studies (Corbett 1979; Artois 1985) and has also been reported elsewhere with other methodological approaches (Dötterer and Bernhart 1996; Sarmiento 1996). Data reported in these studies underline the relevance of scrublands for wild-living cats. In the present study the results show that wild-living cats prefer a scrub–pastureland mosaic landscape with abundant watercourses and rabbits and high shrub cover at a microhabitat scale, rather than forests at a macrohabitat scale or high tree cover at a microhabitat scale. Interestingly, whereas vegetation type did not influence the wild-living cat occurrence index, vegetation structure was quite important, probably due to the prey availability and shelter it offers. Thus we suggest that wild-living cat scarcity in mountain pine habitats would mainly be due to the poor shrub cover, rather than to the fact of it being a coniferous forest, apart from other possible factors such as enhanced climatic severity (e.g. snow depth and snow endurance; Ragni 1981; Dötterer and Bernhart 1996) or prey

availability, such as rabbit and rodent absence as a consequence of scarce grass cover (Rivas-Martínez et al. 1987).

These results confirm the suggestion of other authors that the wild-living cats and wildcats in particular are not exclusively forested species (Langley and Yalden 1977). Moreover, Hossfeld et al. (1992) showed that in the Taunus mountains (Germany) half of the wildcat observations reported in the questionnaires were recorded in non-forest habitats. Furthermore, Easterbee et al. (1991), in their study across Scotland, showed that wildcats select mosaics constituted by open fields and reforested patches, in which open fields occupy a significantly greater area than the reforested patches. Moreover, Stahl and Leger (1992) showed that wildcats are found in a great range of habitats.

In general, from the above-mentioned studies and our results, it can be stated that the wild-living cats appear to need areas with two basic patch types. First, closed structure patches, in which the wild-living cat would rest and have its shelter. Second, open patches such as pastures in which the wild-living cats would hunt (Corbett 1979; Stahl et al. 1988). The patch type that constitutes the mosaic would depend on the different habitat types available, shelter sites and prey abundance in each region. Forest areas are the only shelter sites left in most of central Europe. Here, extensive agriculture management techniques have led to the destruction of natural areas and scrublands are non-existent or very local (but see Corbett 1978; Dötterer and Bernhart 1996). Nevertheless, in the Mediterranean region, the situation evolved in a different manner. Deforestation started earlier and scrublands developed as a secondary habitat which is currently as extended as forests, and it may also be used as shelter sites and hunting places, whereas pastures are used only for hunting. Thus, forests may not be as critical for wild-living cats as in other European regions, and the mosaics of scrub–pastureland may be considered as a key habitat for the conservation of this species in the Mediterranean region.

Nevertheless, it is possible that a part of the unexplained variance observed in our study may be due to other factors not considered, such as direct persecution, changes in the last two decades in the distribution and abundance of one potential competitor, the Iberian lynx (*Lynx pardinus*), and of rabbits, one of the most important preys in the Iberian Peninsula. Moreover, it has been suggested (anonymous gamekeepers, shepherds and field naturalists) that wild-living cat abundance has increased during the last two decades. This has probably been caused by lynx extinction in a great part of its range, as a consequence of rabbit crash due to haemorrhagic epizootic. Wild-living cats would invade regions where lynxes have disappeared, because although rabbits are absent in some of these areas, the relatively generalist dietary habits of wild-living cats allow them to shift their diet to small mammals such as rodents (Authors, unpublished data). Unfortunately, there is a lack of empirical data on wild-living cat population trends in the Iberian Peninsula.

All the above-mentioned aspects need further re-evaluation in other Mediterranean regions, where human disturbance regimen, wildcat population status and trends or prey and competitor abundance may be important factors shaping the wild-living cat occurrence pattern.

### *Conservation recommendations for wildcats*

Due to the predominance of studies performed in areas lacking scrublands, namely the northern-central Europe region, forests and agricultural lands have been considered crucial habitat types for wildcat conservation Europe-wide (Council of Europe 1992). This fact may have serious consequences for wildcat conservation in the Mediterranean area, given that scrublands are the main vegetation type in this region (Ozenda 1982). This work highlights the key importance of scrublands for wildcats in a Mediterranean area.

European habitat conservation policy for the wildcat should take into account the particularity of the Mediterranean habitats. This fact is even more important if we consider that the majority of the distribution range of this species is included in the Mediterranean area, probably representing the most abundant and continuous populations of Europe. Then, we suggest that European guidelines for wildcat conservation should include the following recommendations: (1) to protect scrub–pastureland mosaic areas in order to assure long-term wildcat conservation, including some of them as European Community Interest Areas; (2) to encourage further studies on the importance of this habitat in other Mediterranean areas, as well as the role of size and distribution of scrub–pasture patches in wildcat presence and survival, which affects rabbit abundance (Langley and Yalden 1977) and probably rodent abundance and diversity; (3) to manage landscape, taking into account the damaging effects of the extensive removal of scrublands, a common practice associated with fire prevention strategies and infrastructure developments; and (4) to manage landscapes promoting a configuration that combines scrublands and pastures and to take into account in the reforestation practises promoted by the European Agricultural Policy the use of their main shrub species.

### **Acknowledgements**

G. Solís, U. Villavicencio and E. Vergaño helped us with the field work. C. Herrero, P. Cuadrado and E. Belinchón, K. Bastidas and V. Febrero also helped in some parts of this work. Comments and suggestions by J. Cassinello improved an earlier draft of the manuscript. E.V. was under a post-doc grant from the project 1FD97-2299 during the manuscript preparation and submission period.

### **References**

- Andelt W.F. and Andelt J.H. 1984. Diet bias in scat deposition rate surveys of coyote density. *Wildlife Society Bulletin* 12: 74–77.
- Artois M. 1985. Utilisation de l'espace et du temps chez le renard (*Vulpes vulpes*) et le chat forestier (*Felis silvestris*) en Lorraine. *Gibier Faune Sauvage* 3: 33–57.
- Aymerich M. 1982. Etude comparative des régimes alimentaires du lynx pardelle (*Lynx pardina*) et du chat sauvage (*Felis silvestris*) au centre de la péninsule Ibérique. *Mammalia* 46: 515–521.



- Aymerich M. 1993. Situación y conservación del gato montés en Europa. *Quercus* July: 6–11.
- Beaumont M., Barratt E.M., Gotelli D., Kitchener A.C., Daniels M.J., Pritchard J.K. et al. 2001. Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Molecular Ecology* 10: 319–336.
- Blas Aritio L. 1964. Estudio de la Distribución de Algunas Alimañas Españolas incluidas en la Clase Mammalia. S.N.P.F.C., Madrid, Spain.
- Castells A. and Mayo M. 1993. Guía de los Mamíferos en Libertad de España y Portugal. Ed. Pirámide S.A., Madrid, Spain.
- Cavallini P. 1994. Faces count as an index of fox abundance. *Acta Theriologica* 39: 417–424.
- Conroy J.W.H. and French D.D. 1987. The use of spraints to monitor populations of otters (*Lutra lutra*). *Symposia of the Zoological Society of London* 58: 247–262.
- Corbett L.K. 1978. Current research on wildcats: why have they increased? *Scottish Wildlife* 14: 17–21.
- Corbett L.K. 1979. Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. Ph.D. Thesis, University of Aberdeen, Aberdeen, UK, 296 pp.
- Council of Europe 1992. Seminar on the biology and conservation of the wildcat (*Felis silvestris*). Nancy, France, 23–25 September 1992. Council of Europe, Strasbourg, France.
- Daniels M.J., Balharry D., Hirst D., Kitchener A.C. and Aspinall R.J. 1998. Morphological and pelage characteristics of wild living cats in Scotland: implications for defining the 'wildcat'. *Journal of Zoology London* 244: 231–247.
- Daniels M.J., Beaumont M.A., Johnson P.J., Balharry D., Macdonald D.W. and Barratt E. 2001. Ecology and genetics of wild-living cats in the north-east of Scotland and the implications for the conservation of the wildcat. *Journal of Applied Ecology* 38: 146–161.
- Dötterer M. and Bernhart F. 1996. The occurrence of wildcats in the southern Swiss Jura Mountains. *Acta Theriologica* 41: 205–209.
- Easterbee N., Hepburn L.V. and Jefferies D.J. 1991. Survey of the status and distribution of the wildcat in Scotland, 1983–1987. Nature Conservancy Council for Scotland, Peterborough, UK.
- Fernández E., de Lope F. and de la Cruz C. 1992. Morphologie crânienne du chat sauvage (*Felis silvestris*) dans le sud de la Péninsule ibérique: importance de l'introgression par le chat domestique (*Felis catus*). *Mammalia* 56: 255–264.
- Ferreras P., Revilla E. and Delibes M. 1999. Pequeños y medianos carnívoros ibéricos. *Biológica* 28: 14–37.
- Genovesi P. and Boitani L. 1992. Spacing patterns and activity rhythms of a wildcat (*Felis silvestris*) in Italy. Seminar on the biology and conservation of the wildcat (*Felis silvestris*), Nancy, France, 23–25 September 1992. Council of Europe, Strasbourg, France, pp. 98–101.
- Gil-Sánchez J.M., Valenzuela G. and Sánchez J.F. 1999. Iberian wild cat *Felis silvestris tartessia* predation on rabbit *Oryctolagus cuniculus*: functional response and age selection. *Acta Theriologica* 44: 421–428.
- Guggisberg C.A.W. 1975. Wild Cats of the World. David and Charles, Newton Abbott, UK.
- Hewson R. 1983. The food of wild cats (*Felis silvestris*) and red foxes (*Vulpes vulpes*) in west and north-east Scotland. *Journal of Zoology London* 200: 283–289.
- Hossfeld E., Reif U. and Reith U. 1992. The wildcat in the Taunus mountains: results of preliminary investigations and a draft of a research and protection project. Seminar on the biology and conservation of the wildcat (*Felis silvestris*), Nancy, France, 23–25 September 1992. Council of Europe, Strasbourg, France, pp. 46–51.
- Hubbard A.L., McOrist S., Jones T.W., Boid R., Scott R. and Easterbee N. 1992. Is survival of European wildcats *Felis silvestris* in Britain threatened by interbreeding with domestic cats? *Biological Conservation* 61: 203–208.
- Langley P.J.W. and Yalden D.W. 1977. The decline of the rarer carnivores in Great Britain during the nineteenth century. *Mammal Review* 7: 95–116.
- Moreno S. and Villafuerte R. 1995. Traditional management of scrubland for the conservation of rabbits and their predators in Doñana National Park, Spain. *Biological Conservation* 72: 81–85.
- Nowell K. and Jackson P. 1996. The wild cats: status survey and conservation action plan. International Union for Nature Conservation/Cat Specialist Group, Gland, Switzerland.
- Ozenda P. 1982. Les végétaux dans le biosphère. Doin Editeurs, Paris.

- Palma L., Beja P. and Rodrigues M. 1999. The use of sighting data to analyse Iberian lynx habitat and distribution. *Journal of Applied Ecology* 36: 812–824.
- Parent G.H. 1975. La migration récente, à caractère invasionnel, du chat sauvage, *Felis silvestris silvestris* Schreber, en Lorraine Belge. *Mammalia* 39: 251–288.
- Ragni B. 1978. Observations on the ecology and behaviour of the wild cat (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Italy. *Carnivore Genetics Newsletters* 3: 270–274.
- Ragni B. 1981. Gatto selvatico *Felis silvestris* Schreber, 1777. In: *Distribuzione e biología di 22 specie di mamíferi in Italia*, Roma. Consiglio Nazionale delle Ricerche, Rome, pp. 105–113.
- Rivas-Martínez S., Fernández-González F. and Sánchez-Mata D. 1987. El Sistema Central: de la Sierra de Ayllón a Serra da Estrela. In: Peinado M. and Rivas-Martínez S. (eds), *La vegetación de España*. Publicaciones Universidad de Alcalá, Madrid, Spain, pp. 419–451.
- Roncadell-SECEM 1997. Atlas provisional de los carnívoros de la Comunidad Valenciana. Dirección General del Medio Natural, Generalitat de Valencia, Valencia, Spain.
- Sarmiento P. 1996. Feeding ecology of the European wildcat *Felis silvestris* in Portugal. *Acta Theriologica* 41: 409–414.
- Schauenberg P. 1981. Elements d'écologie du chat forestier d'Europe *Felis silvestris* Schreber, 1777. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)* 35: 3–36.
- Scott R., Easterbee N. and Jefferies D. 1992. A radio-tracking study of wildcats in western Scotland. Seminar on the biology and conservation of the wildcat (*Felis silvestris*), Nancy, France, 23–25 September 1992. Council of Europe, Strasbourg, France, pp. 94–97.
- Stahl P., Artois M. and Aubert M.F.A. 1988. Organisation spatiale et déplacements des chats forestiers adultes (*Felis silvestris*, Schreber, 1777) en Lorraine. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)* 43: 113–131.
- Stahl P. and Artois M. 1991. Status and Conservation of the Wild Cat (*Felis silvestris*) in Europe and around the Mediterranean Rim. Council of Europe, Strasbourg, France.
- Stahl P. and Leger F. 1992. Le chat sauvage (*Felis silvestris*, Schreber, 1777). In: Artois M. and Maurin H. (eds), *Encyclopédie des Carnivores de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères (S.F.E.P.M.), Bohallard, Puceul, France.
- Underwood A.J. 1996. *Experiments in Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Urra F. 1997. Utilización del espacio por el gato montés (*Felis silvestris*) en Navarra. In: *III Jornadas españolas de conservación y estudio de mamíferos*, Castelló d'Empúries (Girona), 5–7 Diciembre 1997. Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos (SECEM), Malaga, Spain, pp. 86.
- Virgós E. and Casanovas J.G. 1998. Distribution patterns of the stone marten (*Martes foina*) in Mediterranean mountains of central Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 63: 193–199.
- Wittmer H.U. 2001. Home range size, movements, and habitat utilisation of three male European wildcats (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Saarland and Rheinland-Pfalz (Germany). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 66: 365–370.

## CAPÍTULO 2

---

**Cambio de dieta de roedores a conejos (*Oryctolagus cuniculus*). ¿Es el Gato montés (*Felis silvestris*) un depredador especialista?**

**Publicado en  
*Journal of Zoology, London* (2004)**

**A.F. Malo, J. Lozano, D.L. Huertas y E. Virgós**

## RESUMEN

Se recogen en este estudio los resultados que someten a prueba la hipótesis de que el gato montés (*Felis silvestris*) es un predador especialista en el consumo de roedores. La dieta de los gatos monteses se estudió en diferentes hábitats de España central en donde el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) estuvo presente o ausente para explorar si el gato montés está especializado en roedores o es más bien un especialista facultativo. Predecimos que si el gato montés es un especialista en roedores entonces no habría diferencias en la frecuencia de aparición de roedores en los excrementos entre áreas con o sin presencia de otras potenciales presas como los conejos. Para contrastar esta hipótesis, se recolectaron 239 excrementos en dos tipos de hábitats contrastados: en áreas de vegetación mediterránea, en las que los conejos podían estar presentes o ausentes, y en robledales, en los que no había conejos. Todas las áreas y tipos de hábitat fueron muestreados en las distintas estaciones del año. La frecuencia de aparición y la biomasa de las diferentes presas encontradas, así como la diversidad de dieta, fueron comparadas tanto entre hábitats como entre áreas con y sin conejo. Resultó que los gatos monteses consumieron significativamente menos roedores en las áreas con conejo que en aquellas donde el lagomorfo estaba ausente, y que la diversidad de dieta mostró importantes variaciones estacionales. Los valores para esta última fueron menores en áreas con presencia de conejo. Por tanto, puede afirmarse que los gatos monteses no se especializan en roedores, y sugerimos una especialización facultativa sobre diferentes tipos de presa (conejos o roedores) de acuerdo con su disponibilidad en el medio.

# A change of diet from rodents to rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Is the wildcat (*Felis silvestris*) a specialist predator?

Aurelio F. Malo<sup>1</sup>, Jorge Lozano<sup>2</sup>, Daniel L. Huertas<sup>3</sup> and Emilio Virgós<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> Departamento Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C.), C/José Gutiérrez Abascal 2, E-28006 Madrid, Spain

<sup>2</sup> Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología. Department. Matemáticas, Física Aplicada y Ciencias de la Naturaleza. Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, C/Tulipán s/n, E-28933 Móstoles, Madrid, Spain

<sup>3</sup> Grupo de Ecología Aplicada, C/Álvarez Quintero, 2-41720, Los Palacios, Sevilla, Spain

(Accepted 26 January 2004)

## Abstract

The results of a study testing the hypothesis that wildcats *Felis silvestris* are rodent-specialist predators is reported. The diet of wildcats was studied in different habitats from central Spain where rabbits *Oryctolagus cuniculus* were either present or absent in order to explore whether the wildcat is a facultative or a rodent specialist. We predicted that if the wildcat was a rodent specialist there would be no differences in rodent composition in scats between areas with or without another profitable prey such as rabbits. To test this hypothesis, 239 scats were collected in two contrasting habitat types: Mediterranean vegetation areas, where rabbits were either present or absent, and Pyrenean oak forests, where there were no rabbits. All areas and habitat types were sampled in different seasons. The frequency of occurrence and biomass of different prey items and diet diversity were compared between habitats and areas with the presence/absence of rabbits. Wildcats consumed significantly fewer rodents in areas with rabbits than in areas where rabbits were absent, and diet diversity showed important seasonal variations. Values for diet diversity were lower in areas where rabbits were present. Thus it can be stated that wildcats do not specialize in rodents, and we suggest a facultative specialization on different prey items (rabbits or rodents) according to prey availability.

**Key words:** diet, facultative specialist, rodents, *Felis silvestris*, rabbit

## INTRODUCTION

Diet composition is one of the best known subjects of the ecology of wildcats (e.g. see Condé *et al.*, 1972; Corbett, 1979; Schauenberg, 1981; Aymerich, 1982; Hewson, 1983; Sarmiento, 1996). Most of these studies conclude that rodents (murids and microtines) constitute the staple prey of wildcats, although lagomorphs and birds can also be taken (Kolb, 1977; Corbett, 1979; Aymerich, 1982; Hewson, 1983; Sarmiento, 1996).

In France, rodents account for 97% of diet composition (relative frequency of occurrence in stomach contents; Condé *et al.*, 1972), and in many other regions wildcats have a similar rodent-based diet: Carpathians (Sladek, 1973), Apenines (Ragni, 1978), western Scotland (Hewson, 1983), Portugal (Sarmiento, 1996); high mountain areas of southern Spain (Moleón & Gil-Sánchez, 2003). Thus, the general conclusion that wildcats are rodent specialists could be drawn from these studies. Nevertheless, some studies have shown that rabbits may constitute the main item in the diet in regions where

they are present (Corbett, 1979; Aymerich, 1982; Gil-Sánchez, Valenzuela & Sánchez, 1999). In the Iberian Peninsula this shift towards rabbits has also been reported for other carnivores such as lynxes *Lynx pardinus*, badgers *Meles meles* and foxes *Vulpes vulpes* (Delibes & Hiraldo, 1981). All this descriptive literature does not resolve the uncertainty about the degree of specialization in wildcats on rodents or other potential alternative prey such as rabbits (Virgós, Llorente & Cortés, 1999).

In general, predators should generalize if the abundance of profitable prey is low and should specialize as its abundance increases (Pyke, Pulliam & Charnov, 1977; Lea, 1981; Stephens & Krebs, 1986). Discussions on whether a predator species is a generalist or specialist have been common in the ecological literature (Futuyma & Moreno, 1988). A species is considered a trophic specialist if it feeds almost entirely on one species, regardless of its abundance, or other alternative prey abundance or presence among areas or seasons. On the other hand, a facultative specialist may behave more opportunistically, in such a way that it may change a key food item when other profitable prey is available (Glasser, 1982).

The aim of this study was to test the hypothesis that the wildcat is a rodent specialist. Given that rabbits may

\*All correspondence to: E. Virgós.  
E-mail: evirgos@escet.urjc.es

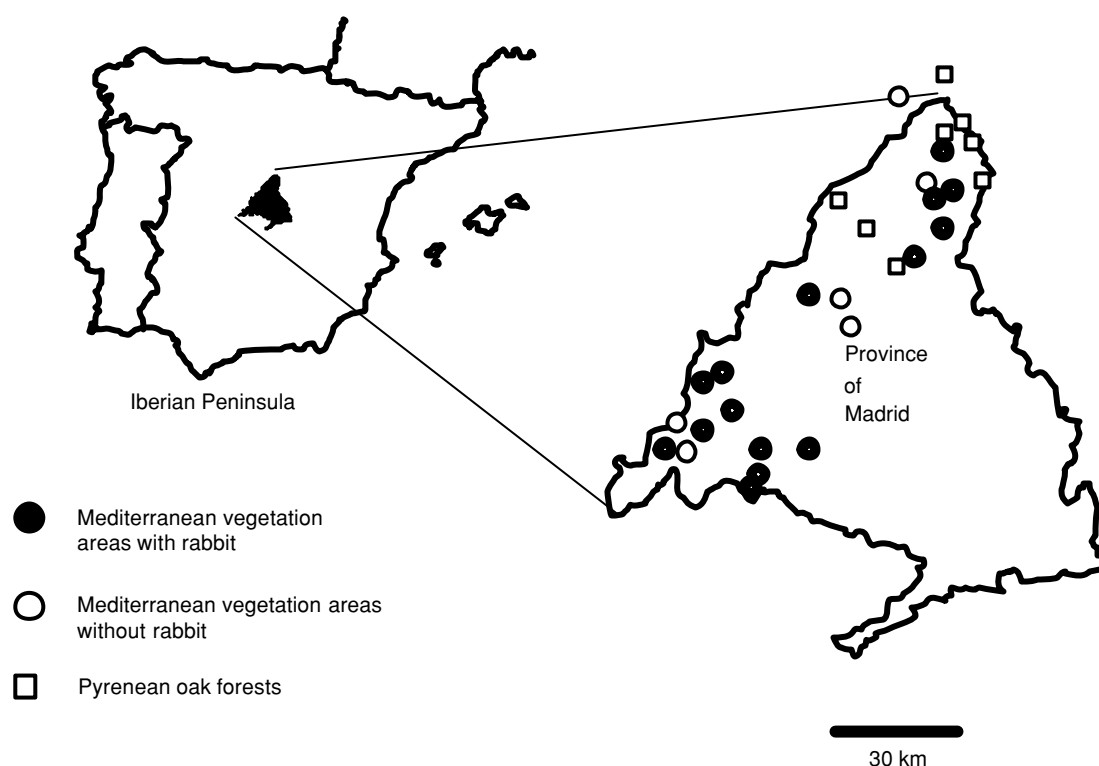


Fig. 1. Location of the study areas within the Iberian Peninsula and Madrid province.

be an alternative optimal prey to rodents, this hypothesis was tested by comparing rodent importance in the diet of wildcats across areas with and without rabbits and between seasons within central Spain, a particularly suitable region, because wildcats show a homogeneous distribution (Lozano *et al.*, 2003) while rabbit populations show a patchy one (Virgós, Cabezas-Díaz *et al.*, 2003).

If the wildcat is a rodent specialist, those living in areas with and without rabbits should have a high rodent intake and would show no significant differences in rodent consumption between areas. Conversely, if the wildcat is not a rodent specialist, but may change its preference to other profitable prey such as rabbits, a decrease of rodent intake in areas where rabbits are abundant would be expected.

## METHODS

Fieldwork was carried out in a 2916 km<sup>2</sup> region in the centre of the Iberian Peninsula (Fig. 1). To confirm the presence of wildcats at the local level, trails distributed across different habitat types were surveyed for scats. Habitat type was defined as either Mediterranean vegetation areas (700–1250 m a.s.l.) or Pyrenean oak forests (1250–1700 m a.s.l.). Mediterranean vegetation was a mixture of forests dominated by holm oaks *Quercus ilex*, scrublands whose main understorey shrub species are *Cistus ladanifer* and *Retama sphaerocarpa*, and mosaics with pasturelands. Pyrenean oak forests *Q. pyrenaica* occasionally included other deciduous trees, with *Cistus laurifolius* and *Cytisus scoparius* as the main understorey

shrub species (for details about vegetation see Rivas-Martínez, Fernández-González & Sánchez-Mata, 1987).

Once areas with wildcat occurrence were selected (21 with Mediterranean vegetation vs 8 with Pyrenean oak forest), every area was subsequently surveyed to determine the presence or absence of rabbits by searching for rabbit burrows and latrines. Rabbit presence was confirmed in 15 out of 21 Mediterranean vegetation areas and, as expected, in none of the 8 Pyrenean oak forests, given that rabbits show a strong preference for low elevation areas (Blanco & Villafuerte, 1993; Trout *et al.*, 2000). Overall, 15 areas with rabbit (all of them Mediterranean vegetation areas) and 14 areas without rabbit (6 Mediterranean vegetation areas, and 8 Pyrenean oak forest areas) were surveyed. We are confident about the absence of rabbits in these areas as they were extensively surveyed over several years.

During 1997–99 the areas studied were visited and trails surveyed every season. In each visit, the status of rabbit presence was checked and, in addition, a routine monitoring of the rabbit populations was undertaken in these areas from 1989. At least 1 km/area was surveyed and a total of 239 wildcat scats (558 prey items) collected: 132 in areas with rabbits and 107 in areas without rabbits. Wildcat scats were recognized using the methods of Lozano *et al.* (2003). Prey items were identified from bones and teeth using key references (Gállego & López, 1982; Gállego & Alemany, 1985; Blanco, 1998).

The frequency of occurrence (FO) was compared and the consumed biomass (CB) of the different prey items among areas was estimated. To estimate biomass the following mean weight data were used: *Microtus*

**Table 1.** Diet composition of wildcats *Felis silvestris* in areas with or without rabbits *Oryctolagus cuniculus* in central Spain. FO, frequency of occurrence in scats; CB, consumed biomass. Non-identified (n.i.) items are specified in parentheses. For clarity, remains of a non-identified ungulate and a cat are not shown

	Overall	Areas with rabbits (132 scats)			Areas without rabbits (107 scats)		
	No. of prey	No. of prey	FO(%)	CB(%)	No. of prey	FO(%)	CB(%)
Rodents (n.i.)	259 (11)	90 (8)	40.91	8.21	169 (3)	82.24	68.38
Muridae (n.i.)	248 (28)	82 (9)	34.85	7.46	166 (19)	75.70	65.33
Murinae (n.i.)	111 (23)	51 (13)	24.24	4.63	60 (10)	39.25	23.70
<i>Apodemus sylvaticus</i>	75	29	13.64	3.07	46	29.91	19.74
<i>Mus</i> sp.	13	9	6.06	0.55	4	2.8	0.99
Microtinae (n.i.)	109 (23)	22 (4)	12.88	1.88	87 (19)	49.53	33.48
<i>Microtus arvalis</i>	46	4	3.03	0.42	42	24.3	18.03
<i>Pitymys</i> sp.	40	14	8.33	1.14	26	14.95	8.58
Lagomorphs	85	83	61.36	90.11	2	1.87	10.56
Rabbit	83	83	61.36	90.11	0	—	—
Hares	2	0	—	—	2	1.87	10.56
Insectivores	41	6	4.55	0.18	35	15.89	14.79
<i>Crocidura</i> sp.	26	6	4.55	0.18	20	10.28	2.48
<i>Sorex</i> sp.	3	0	—	—	3	0.93	0.27
<i>Talpa occidentalis</i>	12	0	—	—	12	9.35	12.04
Birds	21	9	6.82	0.88	12	11.21	4.75
Reptiles (n.i.)	20 (5)	5 (2)	3.79	0.05	15 (3)	12.15	0.59
<i>Psammotromus</i> sp.	15	3	2.27	0.029	12	11.21	0.48
Arthropods	132	73	22.73	0.56	59	28.97	0.73
Insects	128 (46)	69 (45)	20.45	0.11	59 (1)	26.17	0.28
Myriapods	2	1	0.76	0.006	1	0.03	0.01
Coleoptera	53	19			34		
<i>Gryllotalpa</i> sp.	14	12	5.30	0.04	2	0.93	0.03
Other coleoptera	39	7	5.30	0.006	32	12.15	0.11
Orthoptera	26	4	3.03	0.01	22	10.28	0.29
Crustacea (freshwater crayfish)	4	4	3.03	0.39	0	—	—

(32.5 g), *Pitymys* (25 g), *Apodemus* (32.5 g), *Mus* (18.8 g), *Crocidura* (9.4 g), *Sorex* (6.7 g), *Talpa occidentalis* (76 g), bird (30 g), lacertid (3 g), cray-crab fish (39 g), *Gryllotalpa* (1 g) and other insects (0.5 g) (Castells & Mayo, 1993; Blanco, 1998). With these mean weights, non-identified Microtinae, Murinae and other rodents were calculated as 30 g, 23 g and 26 g, respectively. A maximum consumption of 400 g for hares *Lepus granatensis* was assumed.

Wildcats vary the age class of rabbits they prey on depending on the season (Gil-Sánchez *et al.*, 1999). In spring and summer, the contribution to the wildcat diet of juvenile rabbits compared to adult rabbits is *c.* 50%, and in autumn and winter *c.* 20%. It is assumed that a wildcat consumes a maximum of 400 g from an adult or sub-adult rabbit (Aymerich, 1982) and 250 g from a juvenile (Gil-Sánchez *et al.*, 1999). With this information and according to the following expression, the rabbit consumed biomass (RCB) for the two seasonal periods was calculated:

$$RCB = P(\text{ad-sub}) \cdot (400 \text{ g}) + P(\text{juv}) \cdot (250 \text{ g})$$

where  $P(\text{ad-sub})$  and  $P(\text{juv})$  are the probabilities of consumption of an adult or sub-adult and of a juvenile rabbit, respectively. Thus we used a value of 370 g for autumn–winter and of 325 g for spring–summer.

The seasonal fluctuations in the contribution of each prey item to the diet in areas with and without rabbits

were also analysed. The Shannon–Weaver index (Shannon & Weaver, 1949) was used to calculate diet diversity from FO among seasons and areas using the following prey categories: rodents, lagomorphs, insectivores, birds, reptiles and arthropods.

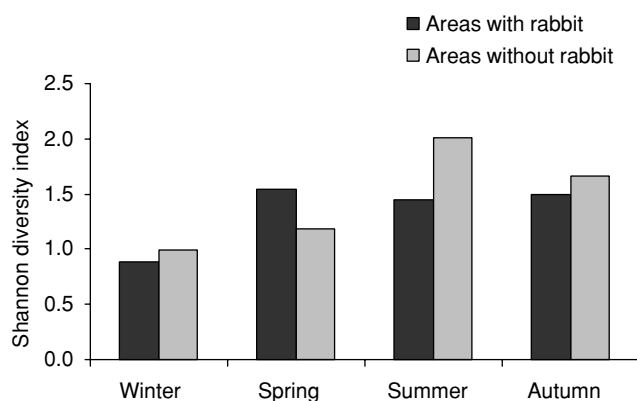
G-tests were used to analyse the frequency of occurrence of each prey group as this test is robust and conservative and greatly diminishes the possibility of statistical type I errors. Yates' correction was applied where expected frequencies were < 10 (Mantel, 1974). Kruskal–Wallis tests were used to compare biomass across areas and seasons. All statistical analyses were conducted with the STATISTICA 6.0 computer package for Windows.

## RESULTS

### Diet comparison between areas with and without rabbits

Overall diet diversity for all areas and prey groups considered was maximum in summer (2.24) and minimum in winter (1.03), reaching intermediate values in autumn and spring (1.65 and 1.71, respectively). Comparison across areas showed that the diet of wildcats was slightly more diverse in areas without rabbits (Table 1, Fig. 2).

In areas where rabbits were present they were the most important prey type (Table 1). The contribution of



**Fig. 2.** Diet diversity of wildcats *Felis silvestris* in areas with and without rabbits *Oryctolagus cuniculus*.

rodents to the diet decreased where rabbits were present (FO:  $\chi^2 = 42.2$ , d.f. = 1,  $P < 0.0001$ ; CB:  $H_{1,233} = 24.46$ ,  $P < 0.0001$ ).

This decrease was also significant in other prey types such as insectivores and reptiles (FO:  $G = 9.8$ , d.f. = 1,  $P < 0.01$  and  $\chi^2_{\text{Yates}} = 5.8$ , d.f. = 1,  $P < 0.05$ , respectively, and for CB:  $H_{1,233} = 11.205$ ,  $P < 0.001$ ;  $H_{1,233} = 5.95$ ,  $P < 0.05$ , respectively). Conversely, the contribution of birds and arthropods does not significantly differ between areas with and without rabbits (FO:  $\chi^2_{\text{Yates}} = 0.897$ , d.f. = 1,  $P = 0.344$ ; and FO:  $\chi^2_{\text{Yates}} = 0.495$ , d.f. = 1,  $P = 0.48$ , respectively).

#### Comparison in Mediterranean vegetation areas with and without rabbits

To rule out the possibility that habitat effects were responsible for differences in diet and to be sure that the differences were the result of the presence or absence of rabbits, the frequency of occurrence of rodents and rabbits

in a data subset were compared only in Mediterranean vegetation areas. Non-significant results in this analysis would imply that differences observed in diet composition between areas with and without rabbits were the result of habitat effects rather than the presence of rabbits, but significant results would confirm that diet shift is solely owing to rabbit presence.

Rodents showed a significant decrease in their FO in the Mediterranean vegetation areas where rabbits are available (FO:  $G = 48.2$ , d.f. = 1,  $P = 0.0001$ ; CB:  $H_{1,171} = 24.69$ ,  $P < 0.0001$ ; see Fig. 3), thus implying that habitat effects were not responsible for the shift in wildcat diet.

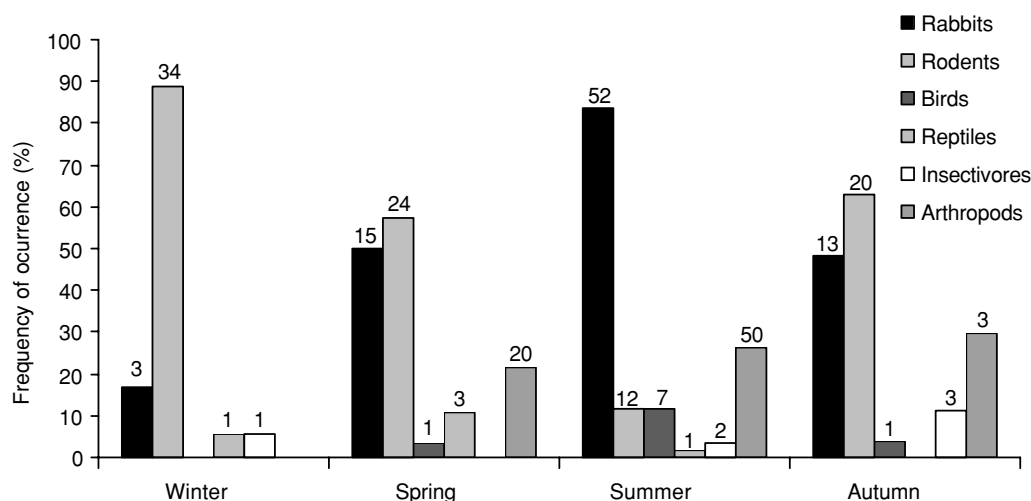
Likewise, other secondary species such as insectivores, birds, reptiles or arthropods did not show statistical differences between Mediterranean vegetation areas with and without rabbits (FO:  $G = 0.33$ , d.f. = 1,  $P = 0.56$ ;  $G = 0.15$ , d.f. = 1,  $P = 0.69$ ;  $G = 2.63$ , d.f. = 1,  $P = 0.10$  and  $G = 3.29$ , d.f. = 1,  $P = 0.07$ , respectively).

The principal taxa responsible for the increase of rodents in the diet of wildcats in areas without rabbits were *Microtus arvalis* and *Apodemus sylvaticus* (FO:  $G = 44.9$ , d.f. = 1,  $P < 0.0001$  and  $G = 4.1$ , d.f. = 1,  $P < 0.05$ , respectively).

#### Comparison between Mediterranean vegetation areas without rabbits and Pyrenean oak forest to test for habitat effects

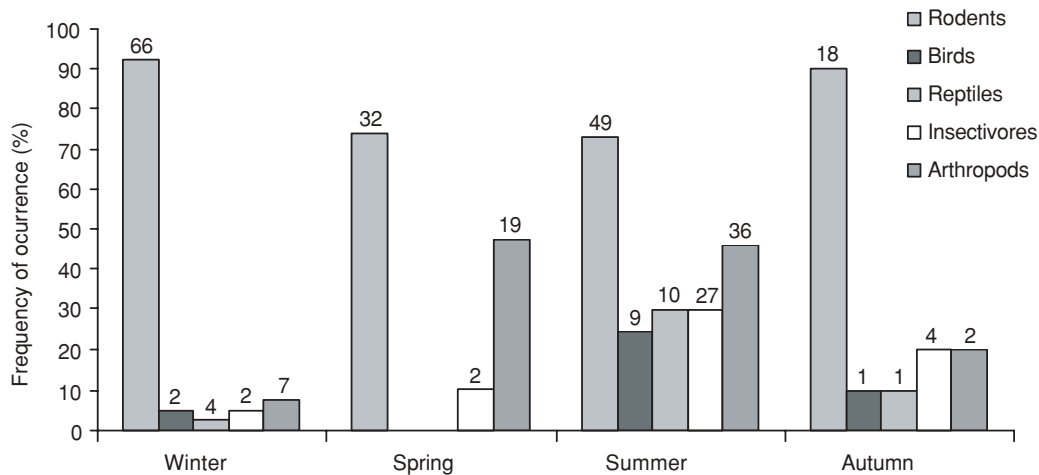
In the absence of rabbits, wildcats eat more rodents in Mediterranean vegetation areas than in the Pyrenean oak forests (FO: 97% vs 77%,  $G = 9.32$ , d.f. = 1,  $P < 0.01$ ; CB:  $H_{1,99} = 1.81$ ,  $P = 0.17$ ).

In the Pyrenean oak forests, there was an increase in the consumption of other secondary prey, such as reptiles (FO:  $\chi^2_{\text{Yates}} = 6.40$ , d.f. = 1,  $P < 0.05$ ; CB:  $H_{1,99} = 8.77$ ;  $P < 0.01$ ), insectivores (FO:  $\chi^2_{\text{Yates}} = 8.03$ , d.f. = 1,  $P < 0.01$ ; CB:  $H_{1,99} = 7.14$ ;  $P < 0.01$ ), and arthropods ( $G = 10.34$ ,



**Fig. 3.** Frequency of occurrence of wildcat *Felis silvestris* prey across seasons in areas with rabbits *Oryctolagus cuniculus*. Prey item number per group is shown.





**Fig. 4.** Frequency of occurrence of wildcat *Felis silvestris* prey across seasons in areas without rabbits *Oryctolagus cuniculus*. Prey item number per group is shown.

d.f. = 1,  $P < 0.01$ ). The increase in insectivores was the result of the greater consumption of white-toothed shrew *Crocidura russula* (16% in Pyrenean oak forest vs 4% in Mediterranean vegetation areas;  $\chi^2_{\text{Yates}} = 8.10$ , d.f. = 1,  $P < 0.01$ ) and Iberian blind mole *Talpa occidentalis* (16% in Pyrenean oak forest vs 0% in Mediterranean vegetation areas;  $\chi^2_{\text{Yates}} = 5.29$ , d.f. = 1,  $P < 0.05$ ).

Remains from two Iberian hares *Lepus granatensis*, a non-identified ungulate and a cat's claw were found in scats from the Pyrenean oak forest.

#### Diet seasonality in areas with and without rabbits

The consumption of rabbits showed seasonal variation (Fig. 3) in areas where it was present (FO:  $G = 33.01$ , d.f. = 3,  $P < 0.0001$ ; CB:  $H_{3,239} = 27.15$ ;  $P < 0.0001$ ), with a maximum FO value in summer (83.61%) and minimum in winter (16.67%), showing the same value for autumn and spring (50%). In these areas, the consumption of rodents also showed seasonal differences (FO:  $G = 52.27$ , d.f. = 3,  $P < 0.0001$ ) but following the inverse pattern, with a maximum in winter (88.89%) and a minimum in summer (11.48%). Nevertheless, in areas without rabbits, the consumption of rodents was constant throughout the year (FO:  $G = 6.56$ , d.f. = 3,  $P = 0.087$ ; Fig. 4), with a FO value of c. 82%.

In areas with rabbits, there were also seasonal fluctuations in the consumption of arthropods (FO:  $G = 10.39$ , d.f. = 3,  $P < 0.05$ ), being zero in winter and maximum in autumn and summer (FO: 29.63% and 26.23%, respectively). The other prey for areas with rabbits did not show seasonality in FO, which was under 12% in all cases; in insectivores (FO:  $G = 4.83$ , d.f. = 3,  $P = 0.184$ ) mean consumption is equal to FO 4.98%; reptiles (FO:  $G = 5.69$ , d.f. = 3,  $P = 0.127$ ) mean consumption of FO 4.48% and birds (FO:  $G = 5.34$ , d.f. = 3,  $P = 0.148$ ) mean consumption of the FO 4.69%.

In areas without rabbits (Fig. 4), all prey groups except rodents showed significant differences in their FO across seasons. Insectivores were consumed more in summer (FO: 29.73%) and less in winter (FO: 5.13%,  $G = 9.38$ , d.f. = 3,  $P < 0.05$ ). Reptiles also showed this pattern (FO: summer, 29.73% and winter 2.56%;  $G = 17.79$ , d.f. = 3,  $P < 0.001$ ) but were not present in spring. Arthropod consumption was higher in spring (FO: 47.37%) and summer (FO: 45.95%) and lower in winter (FO: 7.69%, ( $G = 18.92$ , d.f. = 3,  $P < 0.001$ )). Birds showed a similar pattern to reptiles, being consumed more in summer (FO: 24.32%,  $G = 11.29$ , d.f. = 3,  $P < 0.05$ ).

#### DISCUSSION

General foraging theory considers a certain species to be a trophic specialist when it invariably exploits a certain resource regardless of its availability or the presence and/or availability of other potential resources (Glasser, 1982, Stephens & Krebs, 1986). Therefore, significant variations in diet composition among populations or seasons would not be expected from a trophic specialist species.

This study shows, that: (1) overall diet diversity of wildcats increases more than twofold in summer with respect to winter, which seriously challenges the view of wildcats as trophic specialists; (2) overall diet diversity decreases in areas where rabbits are present; (3) in areas where rabbits are available, wildcats shift their diet from rodents to rabbits; (4) in the absence of rabbits and where rodent richness and abundance is low, wildcats shift their diet towards other prey groups.

Therefore, these results dismiss the rodent specialist hypothesis showing that wildcats cannot be considered rodent specialized predators. Wildcats are more likely to be facultative specialists in rabbits where these are present or when both prey types present spatial overlapping (most frequently), and in rodents where there are no rabbits. A similar suggestion has been recently made by Moleón &

Gil-Sánchez (2003), who indicated that voles and mice, the main prey items in the high mountain of southern Spain, are less important in areas where rabbits are abundant (Gil-Sánchez *et al.*, 1999). Moreover, in scenarios with low prey availability, such as Pyrenean oak forests (Castells & Mayo, 1993), wildcats behave like typical generalist species (Pyke *et al.*, 1977; Lea, 1981; Glasser, 1984; Krebs & McCleery, 1984).

Rabbits could be considered an optimal prey type for wildcats in energetic terms. In theory, for a predator like a wildcat weighing 4–5 kg (Stahl & Leger, 1992), a daily food intake of *c.* 1000 g would be optimal (Carbone *et al.*, 1999), thus two to three adult rabbits or four juveniles should be enough to fulfil its energetic needs. Alternatively, wildcats would need about 30 small rodents daily to fulfil their energetic requirements. Catchability is also a key parameter in prey selection (Stephens & Krebs, 1986). Although rodent capture may generally be less demanding than rabbit capture, the fact that rabbits are affected by myxomatosis or RHD viruses might facilitate the task for wildcats. The large consumption of rabbits made by wildcats and domestic cats around the world (Corbett, 1979; Sunquist & Sunquist, 2002) indicates that wildcats are behaviourally well able to catch rabbits. Under this scenario of high energetic profitability and low costs of catchability it is not surprising that rabbits may be considered as the key resource of wildcats when they are present.

Even though we have not controlled for rabbit abundance, only for its presence or absence, seasonal rabbit abundance in Mediterranean areas is well known (Blanco, 1998), and the diet of wildcats in our study shows the seasonal fluctuations in abundance of the different prey groups. In particular, in summer, rabbit availability is maximum for wildcats given the recruitment of inexperienced young rabbits and the increased vulnerability of adult ones affected by myxoma virus (Blanco, 1998), so in this season they are the staple prey. However, as the availability of rabbits decreases, wildcats consume more rodents, showing a maximum in winter, when chasing rabbits is more difficult. The seasonal variation in the feeding behaviour of wildcats is an alternative support to the facultative trophic characterization of the species (Glasser, 1982).

In our study area, ungulates do not have such an important contribution (one scat out of 239) to wildcat diet as in other regions from the south of Spain (Moleón & Gil-Sánchez, 2003). However, these results show that wildcats might be an exception to the fact that species from the order *Carnivora* with a weight < 21.5 kg can only hunt prey as large as 45% of their body weight (Carbone *et al.*, 1999), as this would mean that the diet of a 'standard' wildcat weighing *c.* 4250 g would be restricted to small vertebrates with a maximum weight of 1900 g.

Surprisingly, in Pyrenean oak forests we also found cat remains. A case of genet and stone marten superpredation has already been reported (Moleón & Gil-Sánchez, 2003) but, to our knowledge, this is the first case of superpredation or cannibalism (depending on whether the remains were from a domestic or from a wildcat, respectively),

reported in literature (for a review see Palomares & Caro, 1999).

In conclusion, and overall, we have shown that wildcats do not behave like trophic specialists in rodents, but like opportunistic predators that feed upon small animals according to their availability, with a strong tendency to specialize facultatively in rabbits when these are present in the home range of wildcats. Thus, the diet variations reported at a regional scale in our study demonstrate the trophic generalist behaviour of a species which adapts to time–space variation in prey availability.

## Acknowledgements

We thank the Zoology Department in the Faculty of Biological Sciences (Complutense University) for allowing us the use of the laboratory for scat analysis, and specially Tomas Santos and José Luis Tellería. Thanks are also given to Adelina Valenzuela for her patience and to Jorge G. Casanovas for interesting discussions during fieldwork. Tim Coulson revised an early version and his suggestions were greatly appreciated. We also thank M. Moleón for valuable comments to the first submitted version of this manuscript.

## REFERENCES

- Aymerich, M. (1982). Étude comparative des régimes alimentaires du lynx pardelle (*Lynx pardina* Temminck, 1824) et du chat sauvage (*Felis silvestris* Schreber, 1777) au centre de la péninsule Ibérique. *Mammalia* **46**: 515–521.
- Blanco, J. C. (1998). *Guía de campo de los mamíferos de España I & II*. Barcelona: Geoplaneta.
- Blanco, J. C. & Villafuerte, R. (1993). *Factores ecológicos que influyen sobre las poblaciones de conejos. Incidencia de la enfermedad hemorrágica. TRAGSA report*: 1–66. Madrid: Ministerio Agricultura, Pesca Alimentación.
- Carbone, C., Mace, G. M., Roberts, S. C. & Macdonald, D. W. (1999). Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature (Lond.)* **402**: 286–288.
- Castells, A. & Mayo, M. (1993). *Guía de los mamíferos en libertad de España y Portugal*. Madrid: Pirámide.
- Condé, B., Nguyen-Thi-Thu-Cuc, Vaillant, F. & Schauenberg, P. (1972). Le régime alimentaire du chat forestier (*Felis silvestris*, Schreber) en France. *Mammalia* **36**: 112–119.
- Corbett, L. K. (1979). *Feeding ecology and social organization of wildcats (Felis silvestris) and domestic cats (Felis catus) in Scotland*. PhD thesis, University of Aberdeen.
- Delibes, M. & Hiraldo, F. (1981). The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystems. In *Proceedings of the Old World lagomorph conference*: 614–622. Myers, K. & MacInnes, C. D. (Eds). Ontario: University of Guelph.
- Futuyma, D. J. & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **19**: 207–233.
- Gállego, L. & Alemany, A. (1985). Roedores y Lagomorfos. *Vertebr. Ibéricos* **6**: 1–64.
- Gállego, L. & López, S. (1982). Mamíferos Insectívoros. *Vertebr. Ibéricos* **5**: 1–62.
- Gil-Sánchez, J. M., Valenzuela, G. & Sánchez, J. F. (1999). Iberian wild cat *Felis silvestris tartessia* predation on rabbit *Oryctolagus cuniculus*: functional response and age selection. *Acta Theriol.* **44**: 421–428.

- Glasser, J. W. (1982). A theory of trophic strategies: the evolution of facultative specialists. *Ecology* **63**: 250–262.
- Glasser, J. W. (1984). Evolution of efficiencies and strategies of resource exploitation. *Ecology* **65**: 1570–1578.
- Hewson, R. (1983). The food of wild cats (*Felis silvestris*) and red foxes (*Vulpes vulpes*) in west and north-east Scotland. *J. Zool. (Lond.)* **200**: 283–289.
- Kolb, H. H. (1977). Wildcat. In *The handbook of British mammals*: 375–382. Coret, G. B. & Southern, H. N. (Eds). Oxford: Blackwell Scientific.
- Krebs, J. R. & McCleery, R. H. (1984). Optimization in behaviour. In *Behavioural ecology: an evolutionary approach*: 91–121. Krebs, J. R. & Davies, N. B. (Eds). Oxford: Blackwell Scientific.
- Lea, S. E. G. (1981). Correlation and contiguity in foraging behavior. In *Advances in analysis of behavior* **2**: 355–406. Harzem, P. & Zeiler, M. (Eds). New York: Wiley.
- Lozano, J., Virgós, E., Malo, A., Huertas, D. L. & Casanovas, J. G. (2003). Importance of scrub-pastureland mosaics on wild-living cats occurrence in a Mediterranean area: implications for the conservation of the wildcat (*Felis silvestris*). *Biodivers. Conserv.* **12**: 921–935.
- Mantel, N. (1974). Comment and suggestion on the Yates continuity correction. *J. Am. Stat. Assoc.* **69**: 378–380.
- Moleón, M. & Gil-Sánchez, J. M. (2003). Food habits of the wildcat (*Felis silvestris*) in a peculiar habitat: the Mediterranean high mountain. *J. Zool. (Lond.)* **260**: 17–22.
- Palomares, F. & Caro, T. M. (1999). Interspecific killing among mammalian carnivores. *Am. Nat.* **153**: 492–508.
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R. & Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* **52**: 137–154.
- Ragni, B. (1978). Observations on the ecology and behaviour of the wild cat (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Italy. *Carniv. Genet. Newsl.* **3**: 270–274.
- Rivas-Martínez, S., Fernández-González, F. & Sánchez-Mata, D. (1987). El Sistema Central: de la Sierra de Ayllón a Serra da Estrela. In *La vegetación de España*: 419–451. Peinado, M. & Rivas-Martínez, S. (Eds). Madrid: Universidad de Alcalá.
- Sarmento, P. (1996). Feeding ecology of the European wildcat *Felis silvestris* in Portugal. *Acta Theriol.* **41**: 409–414.
- Schauenberg, P. (1981). Elements d'écologie du chat forestier d'Europe *Felis silvestris* Schreber, 1777. *Rev. Écol. Terre Vie* **35**: 3–36.
- Shannon, C. E. & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. Urbana, IL: Illinois University Press.
- Sladek, J. (1973). The quantitative composition of the food of the wildcats (*Felis silvestris*) living in the West Carpathians. *Biologia Bratisl.* **28**: 127–137.
- Stahl, P. & Leger, F. (1992). Le chat sauvage (*Felis silvestris*, Schreber, 1777). In *Encyclopédie des carnivores de France*. Artois, M. & Maurin, H. (Eds). Bohallard, Puceul: Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères (S.F.E.P.M.).
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Sunquist, M. & Sunquist, F. (2002). *Wild cats of the World*. Chicago: University of Chicago Press.
- Trout, R. C., Langton, S., Smith, G. C. & Haines-Young, R. H. (2000). Factors affecting the abundance of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in England and Wales. *J. Zool. (Lond.)* **252**: 227–238.
- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Malo, A., Lozano, J. & Huertas, D. L. (2003). Factors shaping European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance in continuous and fragmented populations in central Spain. *Acta Theriol.* **48**: 113–122.
- Virgós, E., Llorente, M. & Cortés, Y. (1999). Geographical variation in genet (*Genetta genetta* L.) diet: a literature review. *Mammal Rev.* **29**: 119–128.

# **CAPÍTULO 3**

---

**Patrones biogeográficos en la dieta del Gato montés,  
*Felis silvestris* Schreber, en Eurasia: factores que  
afectan a la diversidad trófica**

**Publicado en  
*Journal of Biogeography* (2006)**

**J. Lozano, M. Moleón y E. Virgós**

## RESUMEN

Se analizan los patrones biogeográficos en los hábitos alimenticios y la diversidad trófica del gato montés (*Felis silvestris*, Schreber) en su área de distribución euroasiática, desde las montañas caucásicas a la Península Ibérica y Escocia. Para ello se revisaron 15 estudios que recogían datos sobre el comportamiento alimenticio de la especie a lo largo y ancho de su distribución actual. Se consideraron nueve grupos presa y se recogió la latitud, si el bioclima de cada localización era Mediterráneo y si el conejo estaba presente en el área. Los grupos presa considerados fueron reducidos a cuatro factores de ACP y se realizaron análisis de regresión para examinar las relaciones entre la latitud tanto con los factores del ACP como con la diversidad trófica. Se utilizó una ANOVA para comprobar si la diversidad trófica fue mayor en las localizaciones de clima Mediterráneo. También se usó la ANOVA para analizar la relación entre el consumo de pequeños roedores con el clima Mediterráneo y la presencia de conejo. Finalmente se utilizó una MANCOVA para estudiar la relación entre la frecuencia en la dieta de gato montés de murinos y microtininos y la presencia de conejo junto con el clima Mediterráneo controlando el efecto de la latitud. Resultó que la diversidad de dieta fue mayor en los lugares de clima Mediterráneo. La diversidad trófica disminuyó cuando los roedores fueron el elemento principal de la dieta, pero aumentó con la inclusión de presas alternativas como el conejo y los invertebrados. El consumo de pequeños roedores estuvo negativamente relacionado con la presencia o consumo de conejo. La aparición de murinos y microtininos en la dieta varió con la latitud, con una mayor ingesta de los primeros en las localizaciones meridionales y de los últimos en las áreas septentrionales. Se concluye que la diversidad trófica del gato montés estuvo asociada con las condiciones climáticas mediterráneas, siendo mayor en las latitudes más bajas. A escala continental, la especie no puede ser considerada como un especialista en el consumo de roedores porque los conejos fueron preferidos cuando estuvieron presentes. Por tanto, el gato montés es en todo caso un especialista facultativo. Además, los resultados indican que los patrones tróficos generales en la dieta de las especies no pueden ser determinados con precisión si no se tiene en cuenta la disponibilidad de presas alternativas.



# Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity

Jorge Lozano<sup>1\*</sup>, Marcos Moleón<sup>2</sup> and Emilio Virgós<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Depto. Matemáticas, Física Aplicada y Ciencias de la Naturaleza, Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles (Madrid), Spain and  
<sup>2</sup>Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Granada, Spain

## ABSTRACT

**Aim** To analyse the biogeographical patterns in the feeding habits and trophic diversity of prey of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber.

**Location** The Eurasian distribution range from the Caucasian mountains to the Iberian Peninsula and Scotland.

**Methods** We reviewed 15 studies to collate data on feeding behaviour across the current wildcat distribution range. We considered nine prey groups and recorded the latitude, whether the location was within a Mediterranean bioclimate area, and rabbit presence. Prey groups were reduced into four PCA factors. Regression analyses were performed to examine the relationships of latitude with PCA factors and trophic diversity. ANOVA was used to test if trophic diversity was higher at locations with Mediterranean climates. We also analysed the relationship between small rodent consumption and both Mediterranean climates and rabbit presence using ANOVA. Finally, we confirmed the relationship between the frequency of Murinae and Microtinae in the diets and the presence of rabbits and with respect to Mediterranean climates controlling for latitude (MANCOVA).

**Results** Diet diversity was greatest in Mediterranean climates. Trophic diversity decreased when rodents formed the bulk of the diet, but increased with the inclusion of alternative prey such as rabbits and invertebrates. Small rodent consumption was also negatively related to rabbit consumption or presence. The inclusion of Murinae and Microtinae in the diet varied with latitude, with higher ingestion of the former in the southern locations and of the latter in northern areas.

**Main conclusions** The trophic diversity of the wildcat diet was associated with Mediterranean climatic conditions, being broader at more southern latitudes. At the continental scale, the wildcat cannot be considered a rodent specialist because rabbits were preferred when they were present. Thus, we consider the wildcat to be a facultative specialist. In addition, our results indicate that general trophic patterns in the diet of a species may not be accurately determined if the availability of alternative prey is not taken into account.

## Keywords

Biogeographical patterns, diet, feeding habits, *Felis silvestris*, latitudinal gradient, Mediterranean area, rabbit, rodents, trophic diversity, wildcat.

\*Correspondence: Jorge Lozano, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Depto. Matemáticas, Física Aplicada y Ciencias de la Naturaleza, Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, C/Tulipán s/n, E-28933 Madrid, Spain.  
E-mail: j.lozano.m@wanadoo.es

## INTRODUCTION

Feeding ecology is central to an understanding of the ecology and life-history strategies of species. The abundance and

distribution of food can affect a range of life-history traits, including body size, spatial organization or mating system (Partridge & Green, 1985; Vezina, 1985; Gittleman, 1986; Dayan & Simberloff, 1996; Geffen *et al.*, 1996). Feeding

ecology may be studied from several perspectives, including the collation of data from comparative studies among different taxa and those comparing feeding habits of the same species at different locations (Futuyma & Moreno, 1988; Gompfer & Gittleman, 1991). Among the latter, a classical approach is to explain feeding habits of individuals at the local scale by using optimal foraging theory (Partridge & Green, 1985; Stephens & Krebs, 1986). However, comprehensive knowledge of the feeding ecology of a species and its influence on other life-history traits requires alternative or additional approaches. Studies aimed at comparing the feeding habits of a single species across different geographical regions or habitats may be useful for identifying factors associated with changes in feeding behaviour and how these may be associated with other key ecological traits.

For instance, defining a species as a feeding generalist or specialist is only relevant in the context of extensive ecological studies, in which variation in feeding behaviour among populations over a broad range of environmental conditions is considered ('between-factor niche width'; Roughgarden, 1972). The study of niche width thus requires a comparative approach that encompasses a large spatial extent.

For medium-sized carnivores, relatively few studies have compared the diet of a species at biogeographical scales. To date, studies have been performed on the badger, *Meles meles* L. (Roper & Mickevicius, 1995; Goszczynski *et al.*, 2000); the polecat, *Mustela putorius* L. (Lodé, 1997); the common genet, *Genetta genetta* L. (Virgós *et al.*, 1999); and the otter, *Lutra lutra* L. (Clavero *et al.*, 2003). These species share relatively large distributions where they inhabit a range of environments. The results of these studies have identified dietary variation within a species according to the particular features of the locations at which it is found (xericity, heterogeneity, and so on).

A commonly described pattern is that in the Palaearctic, diets are more diverse at lower latitudes, a result also reported for patterns of species richness at the global scale (Rosenzweig, 1995; Cox & Moore, 2005). Another interesting result is the higher diversity of diets in areas with a typical Mediterranean climate (Virgós *et al.*, 1999).

The same biogeographical pattern of diet diversity has been described for other Palaearctic predators, such as various raptor species (e.g. Korpimäki & Marti, 1995; Arroyo, 1997), and in the Nearctic for the mountain lion, *Puma concolor* L., a large carnivore (Iriarte *et al.*, 1990). These studies showed how the presence and abundance of potential prey explained the patterns of diet diversity and composition of generalist predators distributed over large geographical areas (Schoener, 1971).

The European wildcat, *Felis silvestris* Schreber, is a medium-sized carnivore that is widely distributed over the Palaearctic, although as a consequence of habitat loss and persecution by humans the distribution area now has a patchy structure (Sunquist & Sunquist, 2002). Little is known of basic wildcat ecology, but their feeding habits have been examined in some detail at numerous locations (Stahl & Leger, 1992; Sunquist &

Sunquist, 2002). Wildcats consume a large diversity of prey from rodents to small ungulates, but the staple prey species in most locations are small mammals (Condé *et al.*, 1972; Sládek, 1973; Hewson, 1983; Sarmiento, 1996; Moleón & Gil-Sánchez, 2003), or the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* L. (Corbett, 1979; Aymerich, 1982; Gil-Sánchez, 1998; Gil-Sánchez *et al.*, 1999) where available. Indeed, a recent study in central Spain showed that wildcats may behave as a facultative rodent- or rabbit-specialist depending on the local availability of each prey type (Malo *et al.*, 2004). They also found that wildcats preferred rabbits over other small mammals.

However, the feeding habits of wildcats have not been rigorously examined at large spatial scales covering most of its western Palaearctic distribution range. In this study we describe the pattern of the food spectrum of wildcats at the biogeographical scale by reviewing the available literature. In addition, we test three predictions derived from previous studies on the food ecology of the wildcat and other carnivore species at regional scales:

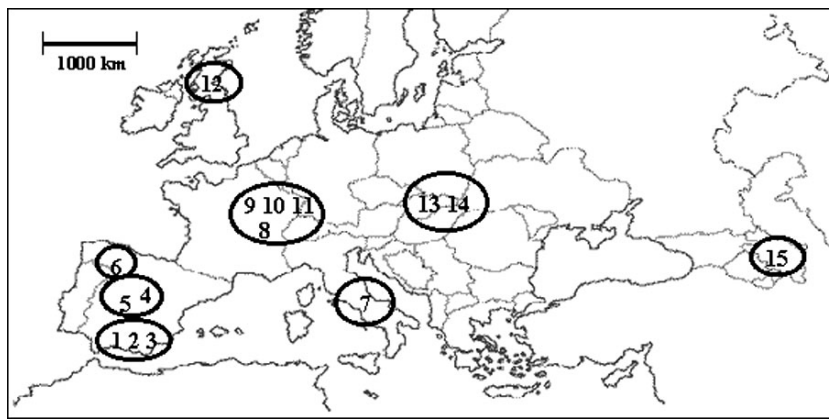
1. Wildcat diets should be more diverse at low latitudes or in locations with Mediterranean climates.
2. In accord with a regional study in central Spain (Malo *et al.*, 2004), wildcats should show facultative specialization on rabbits in locations where the latter are present. Concomitantly, the consumption of rodents should be lower in areas where rabbits are present.
3. As has been suggested for genets at the continental scale (Virgós *et al.*, 1999) and for wildcats at the national scale (Stahl & Leger, 1992), within the rodent fraction of the diet, the consumption of Murinae should increase, and the consumption of Microtinae should decrease, at low latitudes. This change in the relative importance of both groups of rodents is due to an increase in the abundance of Murinae at southern European locations (see for instance Saint-Girons & Vesco, 1974; Brunet-Lecomte & Delibes, 1984). In making this prediction, we assumed that wildcats behave opportunistically when consuming rodents, taking Murinae or Microtinae in relation to their availability (Stahl & Leger, 1992; Malo *et al.*, 2004).

## MATERIAL AND METHODS

### Literature review and data standardization

We examined 27 publications covering the geographical distribution of the species in Europe and western Asia. There was large variability in the quality, data source and presentation of results in the studies. To homogenize the sample and standardize the comparison of results from different geographical areas, we created criteria for exclusion from our data base. First, we discarded all studies that had small sample sizes ( $n < 25$ ), had data from only one season, or contained very wide prey categories and hence were not suitable for inter-population comparisons.

We also discarded studies that only reported data as frequency of occurrence (FO) and did not contain sufficient



**Figure 1** Geographic location of the reviewed studies in western Eurasia. Numbers are cross-referenced with the studies reported in the appendices: 1: Gil-Sánchez *et al.* (1999); 2: Gil-Sánchez (1998); 3: Moleón & Gil-Sánchez (2003); 4: Malo *et al.* (2004); 5: Aymerich (1982); 6: Fernandes (1993); 7: Ragni (1981); 8: Condé *et al.* (1972); 9: Leger (non publ., see Stahl & Leger, 1992); 10: Stahl (1986); 11: Riols (1988); 12: Corbett (1979); 13: Sládek (1973); 14: Kozená (1990); 15: Nasilov (1972).

information to calculate the relative frequency (RF) of different prey categories in relation to the total number of prey. Although FO data are widely used in diet studies of carnivores (Reynolds & Aebischer, 1991), we used RF because (1) they were reported most often in the wildcat studies reviewed; (2) large sample size was associated with lower rates of Type I error, which favored the use of RF instead of FO in our analyses; and (3) RF values are considered to be highly suitable for inter-population comparisons in diet studies (Clavero *et al.*, 2003).

Biomass estimates are the most useful data because they may be considered a direct measure of energetic value of the different prey items consumed (Reynolds & Aebischer, 1991). However, we could not consider biomass data because only a small fraction of the reviewed studies presented this information. Moreover, in those studies reporting biomass data, the high diversity of methods used to calculate biomass and the low accuracy in the taxonomic categories used precluded their use in further geographical comparisons.

For our analyses, we selected 15 studies from the original 27 (Appendices 1 and 2). The geographical distribution of these studies is shown in Fig. 1. The fragmented distribution of the studies mimics the current geographical distribution of wildcats in the western Palearctic, and therefore is not an artifact of non-random sampling (Stahl & Leger, 1992). The study area covered continental Eurasia from the Caucasus Mountains in the east (50° E) to the Iberian Peninsula in the west (8° W) and south (37° N), and including the northern populations of Scotland (57° N).

The different prey groups in the diet studies were rearranged to homogenize the data for comparative purposes, and we recalculated RF values where necessary. Nine prey groups were distinguished: small rodents (smaller than *Rattus norvegicus* Berkenhout), large rodents (*Rattus norvegicus* size or larger), hares (*Lepus* spp.), rabbits, insectivores, birds, herptiles (amphibians and reptiles), invertebrates, and others (secondary prey not in the previous categories, namely ungulates and carnivores).

In the selected studies, there were two potential confounding factors for our inter-population comparisons: (1) some only reported data for two seasons; and (2) the source of analysed

food material varied among the studies (stomachs or scats). It has been suggested that some prey groups are underrepresented in scats compared to stomachs due to differential digestion of different prey groups (Putman, 1984). These factors could potentially invalidate the combined use of samples from different sources or with different sampling periods. To check the potential effects of incomplete sampling and type of material analysed, we used a two-way MANOVA with the sampling period and type of material as fixed factors and the prey groups as response variables.

### Variables selected and statistical analyses

In a recent study of wildcats in central Spain, Malo *et al.* (2004) found that feeding habits can differ in nearby locations due to differences in the availability of prey species, particularly rabbits. Hence, despite the small geographical distance between the sites studied by the authors, we considered sites with and without rabbits as ecologically distinct and therefore as different locations in our analysis. For all locations we calculated the trophic diversity using the Shannon–Wiener index,  $H'$  (Weaver & Shannon, 1949).

For each location, we estimated latitude to a half degree, taken from information available in the studies or using a geographical data base. When samples were collected over a large area, latitude was estimated for the largest part of the sample. We also recorded whether locations lay within a Mediterranean bioclimate area or in another climate zone (Ozenda, 1982), and we noted whether rabbits were present or absent at each location using the information available in each study.

Non-normal or heteroscedastic variables were transformed prior to analysis (Zar, 1984). When a transformation was unsuccessful, we tested for positive kurtosis, which allows for the assumption of low Type I error rates (Underwood, 1996).

To describe the overall patterns of wildcat diet and to test Prediction 1, we reduced the nine prey groups into orthogonal factors using a principal components analysis (PCA). The PCA factors were used as response variables in regression analyses where latitude was the predictor. The relationship between  $H'$  trophic diversity index and latitude was examined by regression, where latitude was also the predictor. Further, ANOVA was



used to study the influence of Mediterranean conditions on trophic diversity, with the Mediterranean conditions as a factor.

To test Prediction 2 we used two procedures. First, to determine whether wildcats are facultative specialists that prefer rabbits over small rodents, we predicted a reduction in the consumption of the latter when rabbits were present. We tested this using a two-way ANOVA in which small rodent RF was used as a response variable and climatic conditions (Mediterranean vs. non-Mediterranean) and rabbit presence were used as fixed factors. Second, it has been suggested that a negative relationship between trophic diversity and the ingestion of the preferred (specialized) prey is an indicator of dietary specialization (Futuyma & Moreno, 1988; Watson, 1997; Fedriani *et al.*, 1998). We thus tested for a negative association between small rodent consumption and trophic diversity, and we also tested for a negative relationship between small rodent consumption and rabbit consumption.

To test Prediction 3, we analysed covariation in the consumption of Murinae and Microtinae in a two-way MANCOVA in which rabbit presence and climatic conditions were used as fixed factors, and latitude was included as a covariate. All statistical analyses were performed using STATISTICA 6.0 (StatSoft, 2001).

## RESULTS

We found no significant differences in the consumption of prey groups (including Murinae and Microtinae), nor in values of trophic diversity, among studies with different sampling periods or type of material (scats vs. stomachs) (Table 1). We thus pooled data from studies with different sampling periods (at least two seasons) and type of material for further analyses.

The PCA using the nine prey groups generated four orthogonal factors (varimax normalized rotated) that explained 80.4% of the variance of the original variables (Table 2). The first factor can be interpreted as a gradient from populations with high consumption of the prey comprising the 'others' group (positive scores) to populations with high rabbit consumption (negative scores). The second factor is a gradient from populations with high consumption of hares (positive scores) to populations with high consumption of herptiles and invertebrates (negative scores). The third factor defined a

**Table 1** Results of a two-way MANOVA with 12 response variables (the nine main prey groups plus Microtinae and Murinae, and  $H'$  diet diversity) and two fixed factors [study period (annual or seasonal) and type of material (stomachs or scats)] ( $n = 10$ )

	Value	$F$	d.f. effect	d.f. error	$P$
Study period	0.02101	7.77	6	1	0.268
Material	0.00932	17.71	6	1	0.1799
Study period × material	0.34387	0.32	6	1	0.8734

**Table 2** Results from a principal components analysis (PCA, varimax normalized rotated) using the nine prey groups ( $n = 15$ )

Variables	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
Small rodents	0.4	0.18	-0.53*	0.66*
Large rodents	0.34	0.48	-0.03	0.61*
Birds	0.03	0.08	-0.06	-0.91*
Insectivores	0.08	-0.08	0.89*	0.004
Herptiles	-0.27	-0.71*	0.32	0.08
Invertebrates	0.23	-0.82*	0.13	-0.39
Others	0.77*	0.26	0.24	-0.03
Rabbit	-0.76*	0.004	0.33	-0.4
Hares	0.41	0.77*	0.19	-0.11
Eigenvalue	1.761	2.12	1.391	1.969
Explained variance (%)	19.56	23.56	15.46	21.87

\*Significant correlation between the original variables with the extracted factors.

**Table 3** Pearson correlations of latitude with PCA factors, and of trophic diversity ( $H'$ ) with the nine prey groups ( $n = 15$ )

	Latitude
Factor 1	-0.07
Factor 2	0.56*
Factor 3	-0.11
Factor 4	0.16
	Trophic diversity ( $H'$ )
Small rodents	-0.83*
Large rodents	-0.54*
Birds	0.48
Insectivores	0.61*
Herptiles	0.48†
Invertebrates	0.56*
Others	0.06
Rabbit	0.52*
Hares	-0.12

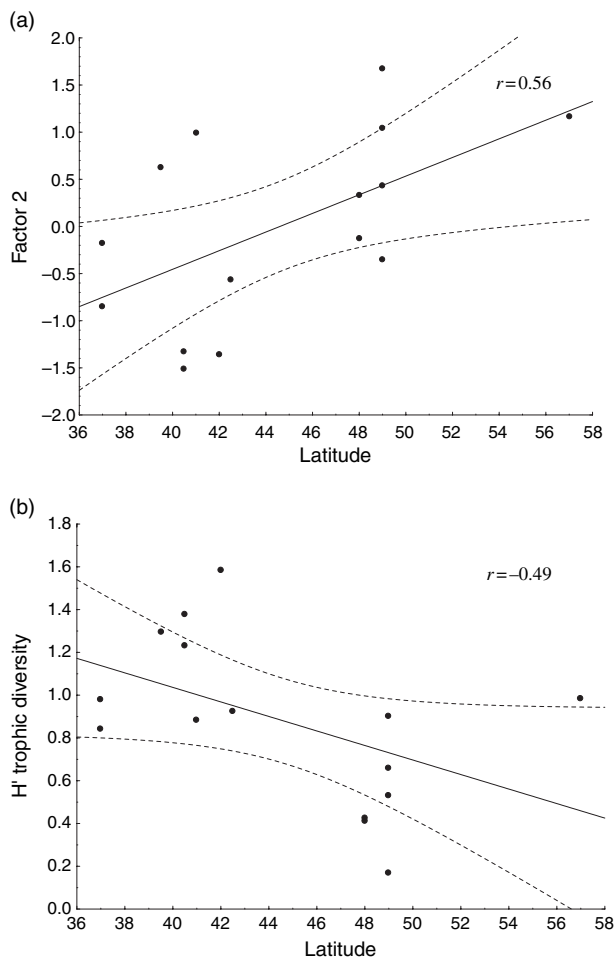
\*Significant correlation ( $P < 0.05$ ).

†A marginally non-significant correlation ( $P < 0.10$ ).

gradient from populations where insectivores were relatively important (positive scores) to those where the small rodents constituted the bulk of the diet (negative scores). The fourth factor is a gradient from populations that incorporated high proportions of both large and small rodents (positive scores) to populations where birds were incorporated into the diet to some extent (negative scores).

When the PCA factors were regressed against latitude, only factor 2 was significant (Table 3), having a positive relationship ( $r^2 = 0.316$ ,  $F_{1,13} = 6.03$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 2a). Thus, the consumption of hares by wildcats is higher at high latitudes whereas more herptiles and invertebrates are eaten at lower latitudes.

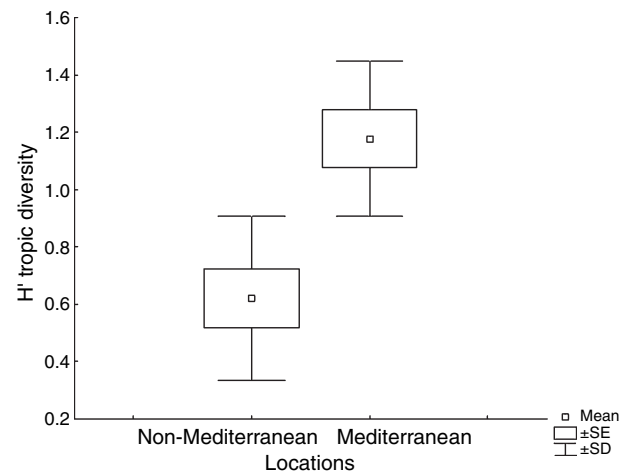
Our initial test of Prediction 1 in which the  $H'$  trophic diversity index was regressed against latitude revealed a



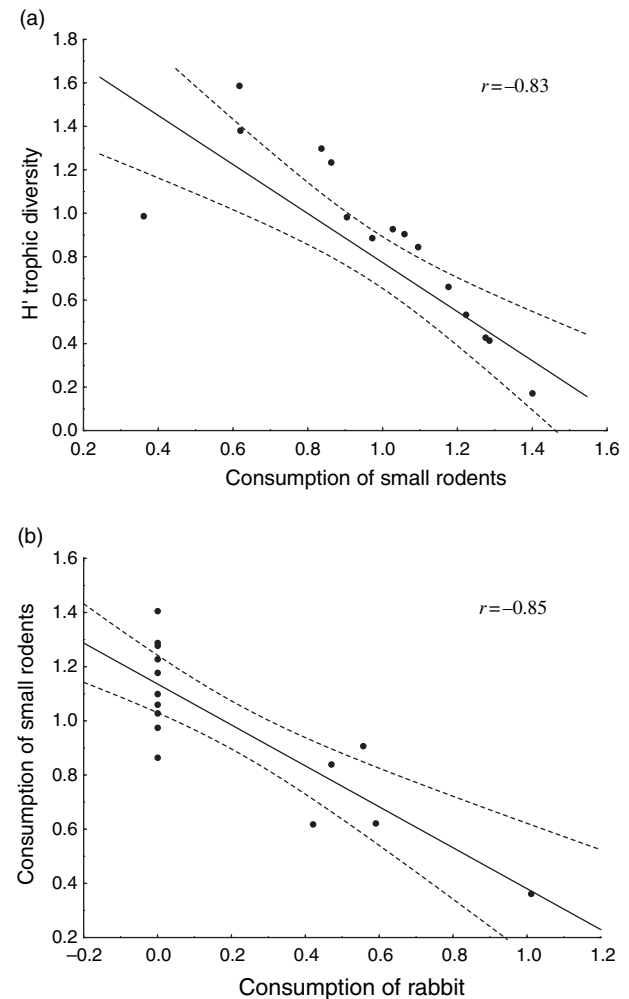
**Figure 2** Relationship between latitude and (a) factor 2 from PCA, and (b)  $H'$  trophic diversity (marginally non-significant,  $P < 0.10$ ).

marginally non-significant relationship ( $r^2 = -0.242$ ,  $F_{1,13} = 4.15$ ,  $P = 0.06$ , Fig. 2b). However, the ANOVA with trophic diversity as the response variable and climatic conditions (Mediterranean vs. non-Mediterranean) as the treatment was significant ( $F_{1,13} = 13.06$ ,  $P < 0.01$ , Fig. 3). Thus, trophic diversity is (1) marginally higher at low latitudes, and (2) higher at locations with Mediterranean climates. Furthermore, we found positive significant correlations between trophic diversity and the consumption of rabbits, insectivores and invertebrates, and negative correlations with rodent consumption (Table 3).

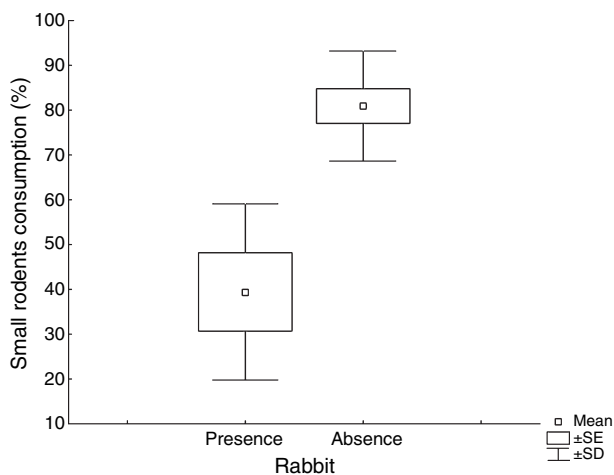
With respect to Prediction 2, we found a significant negative association between small rodent consumption and trophic diversity ( $r^2 = 0.686$ ,  $F_{1,13} = 28.37$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 4a), and a significant negative association of rabbit consumption with small rodent consumption ( $r^2 = 0.718$ ,  $F_{1,13} = 33.03$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 4b). We also found that the consumption of small rodents was significantly lower in locations where rabbits were present (Fig. 5). In addition, there was a significant interaction between rabbit presence and Mediterranean climate (Table 4), indicating that RF values for small rodents in the



**Figure 3** Trophic diversity ( $H'$ ) in non-Mediterranean and Mediterranean climates.



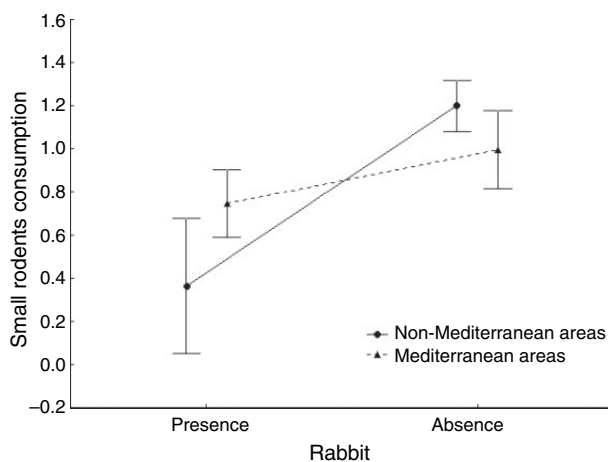
**Figure 4** Relationship between small rodent relative frequency (RF) (small rodent consumption) and (a) trophic diversity ( $H'$ ), and (b) RF for rabbit (rabbit consumption).



**Figure 5** RF values for small rodent consumption in locations with rabbit presence or absence.

**Table 4** Two-way ANOVA with the relative frequency (RF) of small rodent consumption as the response variable and rabbit presence and Mediterranean climate conditions as fixed factors ( $n = 15$ )

	SS	d.f.	MS	<i>F</i>	<i>P</i>
Rabbit presence	0.686	1	0.686	33.898	< 0.001
Climate	0.019	1	0.019	0.918	0.359
Rabbit × climate	0.2	1	0.2	9.88	< 0.01
Error	0.223	11	0.02		



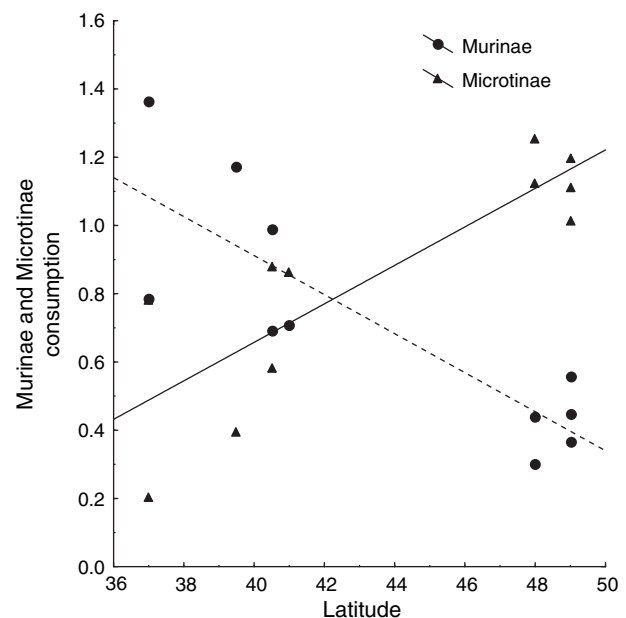
**Figure 6** Mean ( $\pm$  SE) RF values for small rodent consumption according to Mediterranean climates and the presence or absence of rabbits.

presence of rabbits were lower in non-Mediterranean locations than in Mediterranean areas (Fig. 6). In contrast, in the absence of rabbits, the RF values for small rodents in the non-Mediterranean areas were higher than in Mediterranean areas.

Our test of Prediction 3, in which we used a MANCOVA to analyse RF values of Murinae and Microtinae consumption in relation to Mediterranean climates and rabbit presence inclu-

**Table 5** Univariate results from a two-way MANCOVA with relative frequency (RF) of Murinae and Microtinae as response variables and rabbit presence and Mediterranean climate as factors, and including latitude as a linear covariate ( $n = 11$ )

	d.f. effect	MS effect	d.f. error	MS error	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Murinae</b>						
Latitude	1	0.837	7	0.011	75.6	< 0.001
Rabbit presence	1	0.264	7	0.011	23.89	< 0.01
Climate	1	0.004	7	0.011	0.33	0.585
<b>Microtinae</b>						
Latitude	1	0.814	7	0.01	78.24	< 0.001
Rabbit presence	1	0.262	7	0.01	25.2	< 0.01
Climate	1	0.004	7	0.01	0.35	0.575



**Figure 7** RF values for Murinae and Microtinae consumption in relation to the latitude of each location.

ding latitude as a covariate ( $n = 11$  studies) showed again that consumption of both prey groups was lower in areas where rabbits were present, but also indicated that latitude influenced the relative consumption of each rodent subfamily. At high latitudes Microtinae species were more frequently consumed than Murinae species, but the opposite was found at low latitudes (Table 5, Fig. 7).

## DISCUSSION

The wildcat is a medium-sized carnivore with the potential to eat a large diversity of prey across its geographic range (Stahl & Leger, 1992; Sunquist & Sunquist, 2002). The diversity of prey communities and abundance of particular species vary along this range, and it has been widely documented that species

richness of potential prey increases at lower latitudes (the latitudinal richness gradient; Rosenzweig, 1995). Variation in the distribution of particular prey species across biogeographical regions has been postulated to affect the feeding habits of wildcats, including the pattern of trophic diversity in the diet (Schoener, 1971).

Although there does not have to be a relationship between higher potential prey diversity and higher diet diversity (Clavero *et al.*, 2003), in a species that is not a strict dietary specialist such as the wildcat (Virgós *et al.*, 1999; Moleón & Gil-Sánchez, 2003; Malo *et al.*, 2004), there should be higher diet diversity at lower latitudes or in locations with a Mediterranean climate, i.e., in areas with higher prey diversity (see Virgós *et al.*, 1999; Malo *et al.*, 2004). Our results support these predictions, particularly the association between higher prey diversity and Mediterranean areas. This result was mainly related to higher inclusion in the diet of prey groups such as herptiles and invertebrates, which also show higher spatial and temporal availability at southern latitudes (Schall & Pianka, 1978; Blondel & Aronson, 1999).

Southern latitudes were also associated with higher rabbit availability, and in these areas rabbits were consumed more by wildcats. This pattern also influenced the higher diet diversity in the southern part of the wildcat's range. In contrast, a reduction in the trophic diversity of the diet was linked to higher rodent consumption, which in turn was related to latitude, with greater consumption in northern parts of the range. Furthermore, Mediterranean climatic conditions affected the consumption of rodents in relation to the presence of rabbits, with a lower consumption of rodents when rabbits were present in the non-Mediterranean areas. Figure 8 schematically presents the main relationships found.

Rodent consumption was negatively associated both with rabbit consumption and diet trophic diversity. A negative correlation between prey group and diet diversity has been interpreted as a good indicator of trophic specialism (Futuyma & Moreno, 1988; Watson, 1997; Fedriani *et al.*, 1998). Under this interpretation, wildcats should be viewed as a rodent specialist, but optimal foraging principles suggest that if wildcats are rodent specialists they should feed on them irrespective of availability of alternative prey (Glasser, 1982; Stephens & Krebs, 1986). The observed shift from rodents to

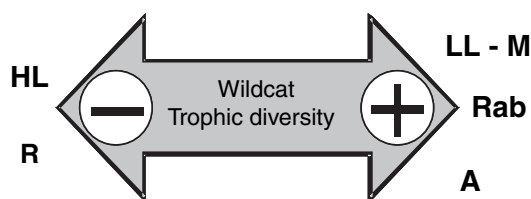
rabbits when the latter were available does not support the rodent specialization hypothesis. The same pattern and interpretation has also been reported at the regional scale in central Spain (Malo *et al.*, 2004).

In support of our interpretation, we also observed geographical variation in the contribution of rodents to wildcat diet, a fact not easily reconcilable with the rodent specialization hypothesis (see Roper, 1994 for a similar discussion in relation to badgers). Further evidence against rodent specialization comes from the relatively low numbers of rodents ingested at some locations (Appendix 2). We suggest that the negative correlations between trophic diversity and the consumption of a particular prey type in the diet is not always a strong predictor of dietary specialization. Thus, the character of a species' feeding habits cannot be derived solely from this relationship; rather feeding ecology assessments should be based on the study of food availability and consumption of all prey across a range of environments. Large-scale reviews can therefore describe the feeding patterns of a species more completely.

In the case of wildcats, we conclude that they display a facultative feeding strategy, with a specialization on rabbits when present or on rodents when they are abundant and rabbits are not available. We also observed a shift to alternative prey such as invertebrates or herptiles when rabbits were absent and rodents not very abundant, and in these locations wildcats should be viewed at the local scale as true dietary generalists (Malo *et al.*, 2004).

Nevertheless, it would also be interesting to examine feral cats to determine if they show similar feeding habits to wildcats. Moreover the degree of interbreeding between domestic cats and wildcats could affect the trophic behaviour of the different populations. However it seems that introgression is not a generalized phenomenon, and the only known wildcats with this problem considered in our review is the Scottish population (e.g. Pierpaoli *et al.*, 2003). And because diet analyses carried out by Corbett (1979) in Scotland showed that feral domestic cats and wildcats exhibited similar trophic patterns, we doubt that introgression has had a significant influence on the feeding behaviour of wildcats.

On the other hand, our study also revealed an interesting pattern in the consumption of the different rodent subfamilies by wildcat at the continental scale. At low latitudes, Murinae formed the bulk of the rodents consumed by wildcats. In contrast, Microtinae species progressively predominated in the diet at higher latitudes (Fig. 7). Because wildcats prey on different rodents according to their availability (Stahl & Leger, 1992), the latitudinal substitution of the different subfamilies probably reflects their abundance across areas at the continental scale. The small mammal content in scats and raptor pellets has previously been used to describe their distribution patterns (Herrera, 1974; Moreno & Barbosa, 1992; Palomo & Gisbert, 2002). We therefore predict on the basis of our results that Microtinae should be more abundant at more northern latitudes in the Palaearctic, whereas Murinae should be more abundant at lower latitudes.



**Figure 8** Conceptual model explaining the factors affecting wildcat diet trophic diversity in Eurasia according to results obtained in this review. HL: high latitude; LL: low latitude; M: Mediterranean climates; R: rodents; Rab: rabbit; A: alternative prey.

In summary, the wildcat showed biogeographical variation in its feeding habits that is associated with latitude and the availability of different potential prey across its distribution range. Also, at the continental scale, the species could be considered a facultative specialist, a finding also recently reported at the regional scale (Malo *et al.*, 2004).

## ACKNOWLEDGEMENTS

We acknowledge the kind collaboration of the Queen Mother Library of Aberdeen University, which provided some key documents for this review. S. Cabezas-Díaz helped us with the English. B.A. Hawkins and two anonymous referees provided useful comments which greatly improved the final version of the manuscript.

## REFERENCES

- Arroyo, B.E. (1997) Diet of Montagu harrier *Circus pigargus* in Central Spain. Analysis of temporal and geographic variation. *Ibis*, **139**, 664–672.
- Aymerich, M. (1982) Étude comparative des régimes alimentaires du lynx pardelle (*Lynx pardina* Temminck, 1824) et du chat sauvage (*Felis silvestris* Schreber, 1777) au centre de la péninsule Ibérique. *Mammalia*, **46**, 515–521.
- Blondel, J. & Aronson, J. (1999) *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford.
- Brunet-Lecomte, P. & Delibes, M. (1984) Alimentación de la Lechuza Común *Tyto alba* en la cuenca del Duero, España. *Doñana Acta Vertebrata*, **11**, 213–229.
- Clavero, M., Prenda, J. & Delibes, M. (2003) Trophic diversity of the otter (*Lutra lutra* L.) in temperate and Mediterranean freshwater habitats. *Journal of Biogeography*, **30**, 761–769.
- Condé, B., Nguyen-Thi-Thu-Cuc, Vaillant, F. & Schauenberg, P. (1972) Le régime alimentaire du Chat forestier (*Felis silvestris*, Schreber) en France. *Mammalia*, **36**, 112–119.
- Corbett, L.K. (1979) *Feeding ecology and social organization of wildcats (Felis silvestris) and domestic cats (Felis catus)* in Scotland. PhD Thesis, University of Aberdeen, Aberdeen.
- Cox, C.B. & Moore, P.D. (2005) *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Dayan, T. & Simberloff, D. (1996) Patterns of size separation in carnivore communities. *Carnivore behavior, ecology, and evolution 2* (ed. by J.L. Gittleman), pp. 243–266. Cornell University Press, New York.
- Fedriani, J.M., Ferreras, P. & Delibes, M. (1998) Dietary response of the Eurasian badger, *Meles meles*, to a decline of its main prey in the Doñana National Park. *Journal of Zoology, London*, **245**, 214–218.
- Fernandes, M.L. (1993) Some aspects of the ecology and systematics of the wildcat (*Felis silvestris*) in Portugal. *Seminar on the Biology and Conservation of the Wildcat (Felis silvestris)*, pp. 94–97. 23–25 September 1992, Nancy, France. Council of Europe Press, Strasbourg.
- Futuyma, D.G. & Moreno, G. (1988) The evolution of ecological specialisation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**, 207–233.
- Geffen, E., Gompper, M.E., Gittleman, J.L., Luh, H.K., MacDonald, D.W. & Wayne, R.K. (1996) Size, life-history traits, and social organization in the canidae: a reevaluation. *American Naturalist*, **147**, 140–160.
- Gil-Sánchez, J.M. (1998) Dieta comparada del gato montés (*Felis silvestris*) y la jineta (*Genetta genetta*) en un área de simpatria de las Sierras Subbéticas (SE España). *Miscellània Zoològica*, **21**, 57–64.
- Gil-Sánchez, J.M., Valenzuela, G. & Sánchez, J.F. (1999) Iberian wild cat *Felis silvestris tartessia* predation on rabbit *Oryctolagus cuniculus*: functional response and age selection. *Acta Theriologica*, **44**, 421–428.
- Gittleman, J.L. (1986) Carnivore life-history patterns: allometric, phylogenetic, and ecological associations. *American Naturalist*, **127**, 744–771.
- Glasser, J.W. (1982) A theory of trophic strategies: the evolution of facultative specialists. *Ecology*, **63**, 250–262.
- Gompper, M.E. & Gittleman, J.L. (1991) Home range scaling: intraspecific and comparative trends. *Oecologia*, **87**, 343–348.
- Goszczynski, J., Jedrzejewska, B. & Jedrzejewski, W. (2000) Diet composition of badgers (*Meles meles*) in a pristine forest and rural habitats of Poland compared to other European populations. *Journal of Zoology, London*, **250**, 495–505.
- Herrera, C.M. (1974) Trophic diversity of the Barn Owl *Tyto alba* in continental Western Europe. *Ornis Scandinavica*, **5**, 181–191.
- Hewson, R. (1983) The food of Wild cats (*Felis silvestris*) and Red foxes (*Vulpes vulpes*) in west and north-east Scotland. *Journal of Zoology, London*, **200**, 283–289.
- Iriarte, A., Franklin, W.L., Johnson, W.E. & Redford, K.H. (1990) Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma. *Oecologia*, **85**, 185–190.
- Korpimäki, E. & Marti, C.D. (1995) Geographical trends in trophic characteristics of mammal-eating and bird-eating raptors in Europe and North America. *The Auk*, **112**, 1004–1023.
- Kozená, I. (1990) Contribution to the food of wild cats (*Felis silvestris*). *Folia Zoologica*, **39**, 207–212.
- Lodé, T. (1997) Trophic status and feeding habits of the European Polecat *Mustela putorius* L. 1758. *Mammal Review*, **27**, 177–184.
- Malo, A.F., Lozano, J., Huertas, D.L. & Virgós, E. (2004) A change of diet from rodents to rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Is the wildcat (*Felis silvestris*) a specialist predator? *Journal of Zoology, London*, **263**, 401–407.
- Moleón, M. & Gil-Sánchez, J.M. (2003) Food habits of the Wildcat (*Felis silvestris*) in a peculiar habitat: the Mediterranean high mountain. *Journal of Zoology, London*, **260**, 17–22.
- Moreno, E. & Barbosa, A. (1992) Distribution patterns of small mammal fauna along gradients of latitude and

- altitude in Northern Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **57**, 169–175.
- Nasilov, S.B. (1972) Feeding of wildcat in Azerbaijan. *Soviet Journal of Ecology*, **3**, 179–180.
- Ozenda, P. (1982) *Les Végétaux dans le Biosphère*. Doin Éditeurs, Paris.
- Palomo, L.J. & Gisbert, J. (2002) *Atlas de los Mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Partridge, L. & Green, P. (1985) Intraspecific feeding specialization and population dynamics. *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour* (ed. by R.M. Sibly and R.H. Smith), pp. 207–226. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Pierpaoli, M., Birò, Z.S., Herrmann, M., Hupe, K., Fernandes, M., Ragni, B., Szemethy, L. & Randi, E. (2003) Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology*, **12**, 2585–2598.
- Putman, R.J. (1984) Facts from faeces. *Mammal Review*, **14**, 79–97.
- Ragni, B. (1981) Gatto selvatico *Felis silvestris* Schreber, 1777. *Distribuzione e Biologia di 22 specie di mammiferi in Italia* (ed. by M. Pavan), pp. 105–113. Consiglio nazionale delle Ricerche, Roma.
- Reynolds, J.C. & Aebischer, N.J. (1991) Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the Fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Review*, **21**, 97–122.
- Riols, C. (1988) Étude du régime alimentaire du Chat forestier (*Felis silvestris*) dans l'est de la France. *Bulletin Mensuel Office National de la Chasse*, **121**, 22–27.
- Roper, T.J. (1994) The European badger *Meles meles*: food specialist or generalist? *Journal of Zoology, London*, **234**, 437–452.
- Roper, T.J. & Mickevicius, E. (1995) Badger *Meles meles* diet: a review of literature from the former Soviet Union. *Mammal Review*, **25**, 117–129.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roughgarden, J. (1972) Evolution of niche width. *American Naturalist*, **106**, 683–718.
- Saint-Girons, M.C. & Vesco, J.P. (1974) Notes sur les mammifères de France. XIII: Répartition et densité de micro-mammifères dans le couloir Sequano-Rodhanien. *Mammalia*, **38**, 244–264.
- Sarmento, P. (1996) Feeding ecology of the European wildcat *Felis silvestris* in Portugal. *Acta Theriologica*, **41**, 409–414.
- Schall, J.J. & Pianka, E.R. (1978) Geographical trends in numbers of species. *American Naturalist*, **137**, 791–815.
- Schoener, T.W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**, 369–404.
- Sládek, J. (1973) The quantitative composition of the food of the wildcats (*Felis silvestris*) living in the West Carpathians. *Biologia Bratislava*, **28**, 127–137.
- Stahl, P. (1986) Le Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris* Schreber, 1777). Exploitation des ressources et organisation spatiale. Thèse, Université Nancy, Nancy.
- Stahl, P. & Leger, F. (1992) Le chat sauvage (*Felis silvestris*, Schreber, 1777). *Encyclopédie des Carnivores de France* (ed. by M. Artois and H. Maurin), pp. 1–50. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères (SFEPM), Bohallard, Puceul.
- StatSoft (2001) STATISTICA® for Windows, Ver. 6.0. StatSoft Inc., Tulsa, OK.
- Stephens, D.W. & Krebs, J.R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Sunquist, M. & Sunquist, F. (2002) *Wild cats of the world*. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Underwood, A.J. (1996) *Experiments in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vezina, A.F. (1985) Empirical relationships between predator and prey size among terrestrial vertebrate predators. *Oecologia*, **67**, 555–565.
- Virgós, E., Llorente, M. & Cortés, Y. (1999) Geographical variation in genet (*Genetta genetta* L.) diet: a literature review. *Mammal Review*, **29**, 119–128.
- Watson, J. (1997) *The Golden Eagle*. T. & A.D. Poyser, London.
- Weaver, W. & Shannon, C.E. (1949) *The mathematical theory of communication*. Illinois University Press, Urbana, IL.
- Zar, J.H. (1984) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.

## BIOSKETCHES

**Jorge Lozano** is preparing his PhD thesis on the ecology and conservation of the European wildcat. He is also interested in the ecology of other carnivore species, the conflict between conservation of carnivores and predator control, the current situation of rabbit in Spain and the conservation biology of tropical birds.

**Marcos Moleón** is mainly interested in the population ecology and conservation of carnivorous mammals and raptors in Mediterranean environments. He is currently doing his PhD thesis on the impact of Bonelli's eagle on small game.

**Emilio Virgós** is a Lecturer in ecology at the Rey Juan Carlos University of Móstoles, Madrid. His research interests include: carnivore ecology and conservation, large-scale habitat models, conflicts between hunting and conservation, rabbit ecology and conservation and reproductive ecology of birds. He is the head of the Terrestrial Carnivore Group of the Spanish Society for the Conservation and Research of Mammals (SECEM).

Editor: Bradford Hawkins

**Appendix 1** Studies used in this review with an indication of the length of the study, type of material, the presence or absence of rabbits at the location, whether the study location had a Mediterranean bioclimate, and the country of each study location.

Ref.	Study	Study period	Material	Rabbit presence	Mediterranean bioclimate	Location
1	Gil-Sánchez <i>et al.</i> (1999)	Annual	Scat	Yes	Yes	Spain
2	Gil-Sánchez (1998)	Annual	Scat	Yes	Yes	Spain
3	Moleón & Gil-Sánchez (2003)	Seasonal	Scat	No	Yes	Spain
4	Malo <i>et al.</i> (2004)	Annual	Scat	Yes/No	Yes	Spain
5	Aymerich (1982)	Seasonal	Stomach	Yes	Yes	Spain
6	Fernandes (1993)	Annual	Scat	Yes	Yes	Portugal
7	Ragni (1981)	Annual	Stomach	No	Yes	Italy
8	Condé <i>et al.</i> (1972)	Annual	Stomach	No	No	France
9	Leger (Non-publ.)*	Annual	Scat	No	No	France
10	Stahl (1986)	Annual	Scat	No	No	France
11	Riols (1988)	Annual	Stomach	No	No	France
12	Corbett (1979)	Annual	Scat	Yes	No	Scotland
13	Sládek (1973)	Annual	Stomach	No	No	Slovakia
14	Kozená (1990)	Seasonal	Stomach	No	No	Slovakia
15	Nasilov (1972)	Annual	Stomach	No	No	Azerbaijan

\*In Stahl & Leger (1992).

**Appendix 2** Wildcat diet as described in the 15 reviewed studies. The information was presented as the relative frequency of each prey group in relation to the minimum total number of identified prey (RF). We also indicate the latitude (Lat., to the nearest half degree) and the value of trophic diversity (Shannon–Wiener index,  $H'$ ) recorded for each location. Data from Malo *et al.* (2004) were divided into locations with and without rabbits.

Location	$H'$	Lat.	Small rodents	Large rodents	Rabbit	Hares	Birds	Insectivores	Herptiles	Invertebrates	Others	Murinae	Microtinae	References*
Spain	0.981	37	62.0	0	28.1	0	3.4	3.4	2.7	0	0			1
Spain		37										95.9	4.1	2
Spain	0.844	37	79.2	0.2	0	0.7	5.3	0.5	5.2	6.1	3.0	50.0	49.7	3
Spain	1.379	40.5	33.7	0	31.1	0	3.4	2.3	1.9	27.3	0.4	69.9	30.1	4
Spain	1.230	40.5	57.7	0	0	0.7	4.1	12.0	5.1	20.1	0.3	40.8	59.2	4
Spain	1.295	39.5	55.2	0	20.7	2.4	8.6	9.8	3.3	0	0	85.1	14.9	5
Portugal	1.584	42	33.6	0	16.8	0	15.4	3.5	2.8	26.6	1.4			6
Italy	0.927	42.5	73.3	0	0	1.4	5.3	4.9	1.0	13.7	0.3			7
France	0.413	48	92.2	1.3	0	0.2	1.7	1.9	1.3	1.0	0.4	8.7	90.2	8
France	0.530	49	88.5	0.9	0	0.5	4.5	0.4	3.1	2.2	0	12.8	86.7	9
France	0.171	49	97.2	0.1	0	0.8	1.3	0.1	0	0.3	0.3	28.0	71.9	10
France	0.425	48	91.6	0.9	0	0.6	3.6	2.1	0.5	0.4	0.4	18.2	81.3	11
Scotland	0.984	57	12.6	0.2	71.8	1.6	9.8	1.6	1.2	1.0	0.3			12
Slovakia	0.659	49	85.2	0.7	0	4.6	5.1	1.1	0.5	0.7	2.2	18.7	80.5	13
Slovakia	0.901	49	76.1	2.2	0	4.3	2.2	8.7	0	0	6.5			14
Azerbaijan	0.882	41	68.3	0	0	2.8	24.8	1.4	0	2.1	0.7	42.4	57.6	15

\*See Fig. 1.

# CAPÍTULO 4

---

**El incremento de las especies de caza mayor en áreas mediterráneas: ¿Se encuentra el Gato montés (*Felis silvestris*) bajo una nueva amenaza?**

**Publicado en  
*Biological Conservation* (2007)**

**J. Lozano, E. Virgós, S. Cabezas-Díaz y J.G. Mangas**



## RESUMEN

Existen varios factores que amenazan las poblaciones de gato montés (*Felis silvestris*) en Europa, entre ellos la destrucción del hábitat, la persecución directa y la introgresión de genes procedentes del gato doméstico. Sin embargo, y a diferencia de otras especies de predadores, la falta de disponibilidad de presas no ha sido evaluada como un posible factor de riesgo para los gatos monteses. En este estudio se analizan las relaciones entre la abundancia del gato montés y la abundancia de su presa preferida, el conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*), así como con la abundancia correspondiente de dos grandes ungulados, el jabalí (*Sus scrofa*) y el ciervo (*Cervus elaphus*). El estudio se realizó en un típico ecosistema mediterráneo: el Parque Natural de Monfragüe (hoy ya declarado oficialmente Parque Nacional, situado en el centro de España). Se muestrearon 30 cuadrículas de 2x2 km, realizando un transecto lineal de 2 km de largo en cada una de ellas, buscando indicios que señalaran la presencia de las especies consideradas. Utilizando este método indirecto se pudo calcular un índice de abundancia para cada especie basado en sus respectivas frecuencias de aparición. Los resultados mostraron que las abundancias de conejo y ungulados estuvieron negativamente asociadas, mientras que por otro lado la abundancia de gato montés se relacionó de forma positiva con la de conejo, pero de forma negativa con las abundancias de ungulados. Así, las elevadas densidades de población que alcanzan los ungulados en algunas áreas naturales, favorecidas en muchos casos por las estrategias seguidas en gestión cinegética, parecen perjudicar a las poblaciones de gato montés reduciendo la disponibilidad de conejo en el medio. Por lo tanto, y como nueva actuación clave para la conservación del gato montés europeo, se aboga por modificar las estrategias de gestión cinegética en orden a controlar las poblaciones de ungulados, y facilitar así la recuperación del conejo de monte.

available at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)journal homepage: [www.elsevier.com/locate/biocon](http://www.elsevier.com/locate/biocon)

# Increase of large game species in Mediterranean areas: Is the European wildcat (*Felis silvestris*) facing a new threat?

Jorge Lozano\*, Emilio Virgós, Sara Cabezas-Díaz, Julián G. Mangas

Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Depto. Matemáticas, Física Aplicada y Ciencias de la Naturaleza, Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, C/Tulipán s/n, E-28933 Móstoles (Madrid), Spain

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 28 July 2006

Received in revised form

1 April 2007

Accepted 27 April 2007

Available online 19 June 2007

### Keywords:

Apparent amensalism

Competition

Game management

Indirect interactions

Rabbit

Ungulates

## ABSTRACT

There are several factors that threaten wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, including habitat destruction, direct persecution and genetic introgression from domestic cats. However, in contrast to other predatory species, lack of prey availability has not been evaluated as a risk factor for wildcats. In this study, we analyse the relationship between the abundance of wildcats and the abundance of their preferred prey, the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), and the abundance of two large ungulates, the wild boar (*Sus scrofa*) and red deer (*Cervus elaphus*). The study was conducted in a typical Mediterranean ecosystem, the Monfragüe Natural Park (central Spain). We surveyed 30 (2 × 2 km) sites along a 2 km linear transect within each site, looking for signs indicating the presence of each species. Using this indirect method, we calculated an abundance index for each species based on their frequencies of occurrence. The results showed that the abundances of wild rabbits and ungulates were negatively associated. Moreover, wildcat abundance was positively related to rabbit abundance, but negatively related to ungulate abundances. Thus, the high population densities that ungulates reach in some natural areas, promoted in many cases by the hunting management strategies, appear to jeopardise wildcat populations by reducing rabbit availability. Therefore, as a new key action for the conservation of European wildcat we advocate the change of hunting management strategies in order to control ungulate populations, and therefore facilitate the recovery of wild rabbit populations.

© 2007 Elsevier Ltd. All rights reserved.

## 1. Introduction

The European wildcat (*Felis silvestris*) is a carnivore species which has traditionally attracted much persecution. Accentuated by habitat loss, this has promoted a population decline across its range (Langley and Yalden, 1977; Stahl and Artois, 1991; Pierpaoli et al., 2003). The species disappeared from many regions and reached minimum levels at the beginning of the 20th century (McOrist and Kitchener, 1994). The recovery of the species in several places was possible in the 1990s when anthropic pressure on wildcat populations and their

habitat was reduced (e.g., Parent, 1975; Easterbee et al., 1991). Nevertheless, this recovery has been slow due to the isolation and fragmented distribution of many populations (Stahl and Artois, 1991). Thus, the European wildcat continues to be a threatened species and has been declared a strictly protected species by the Bern Convention and the European Union (Directive 92/43/EEC).

Despite this legal protection, the species continues to face several threats which limit its recovery and long-term conservation. Two threats are thought to be the most relevant: the loss of genetic identity due to the introgression of alleles from

\* Corresponding author. Tel.: +34 670064737.

E-mail addresses: [j.lozano.men@gmail.com](mailto:j.lozano.men@gmail.com) (J. Lozano), [emilio.virgos@urjc.es](mailto:emilio.virgos@urjc.es) (E. Virgós), [scabezasmix@hotmail.com](mailto:scabezasmix@hotmail.com) (S. Cabezas-Díaz), [jfmangas@hotmail.com](mailto:jfmangas@hotmail.com) (J.G. Mangas).  
0006-3207/\$ - see front matter © 2007 Elsevier Ltd. All rights reserved.  
doi:10.1016/j.biocon.2007.04.027

domestic cats (*Felis silvestris catus*) and the destruction of their habitats (e.g., Stahl and Artois, 1991; Hubbard et al., 1992). However, recent studies suggest the former may only be a threat in Scotland and Hungary (Pierpaoli et al., 2003; Lecis et al., 2006). Therefore, introgression is not the most important problem at this time in the majority of the species' range (see McOrist and Kitchener, 1994; but also Yamaguchi et al., 2004). In contrast, the destruction of European wildcat habitat is likely the most general and significant threat. Humanization in the form of buildings, transportation structures and agricultural intensification (Stahl and Artois, 1991; McOrist and Kitchener, 1994) are increasingly affecting not only woodlands inhabited by wildcats, but also open areas and mosaic environments where the abundance of wildcats is often higher than in forests (Easterbee et al., 1991; Lozano et al., 2003). These actions drastically reduce the potential habitat of the species and promote further fragmentation of wildcat populations.

Additionally, although international laws prohibit the killing of wildcats the species is directly persecuted yet. Pressure of persecution decreased since the termination of eradication programs (which caused the species to disappear from large areas of its range; see Langley and Yalden, 1977; Pierpaoli et al., 2003), making the impression that persecution as an important threat for wildcats is something of the past. But new researches show that a significant number of individuals are still killed in predator control programs (Duarte and Vargas, 2001; Herranz, 2001; Spanish Environment Ministry, unpublished data). Indeed, persecution probably constitutes today another main threat for the species as well, in fact being more important than habitat destruction in some places (see Virgós and Travaini, 2005).

The mortality rate within wildcat populations can also increase through time if the effects of potential disease transmission from domestic cats (e.g., McOrist et al., 1991) and the accidental poisoning of individuals with toxic agricultural and industrial products (e.g., McOrist and Kitchener, 1994) are considered, although the relative importance of these potential threats has not been completely evaluated. However, the factors discussed above are inter-dependent and combinations in certain areas may jeopardise both the short-term survival of smaller and more isolated populations, and the long-term survival of the species in Europe (Stahl and Artois, 1991).

Nevertheless, many threats may still remain unidentified because the absence of good ecological knowledge of the species. For instance, the effects of some types of species interactions on the density of European wildcat populations remain profoundly unexplored. Direct interactions such as those relating wildcat and the main prey species are the most obvious and well studied (Lozano et al., 2006). Thus, it is well known that wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) may limit the abundance of wildcat populations in multiple environments at a regional scale, although wildcats are also able to maintain high abundances in areas where rabbits are absent by eating rodents (Lozano et al., 2003; Malo et al., 2004). However, the effects of indirect interactions with other predators or species in different trophic levels (e.g., large herbivores) have not been evaluated.

For example, prey availability (including low rodent and rabbit abundance) may be low as a consequence of high den-

sities of wild boars (*Sus scrofa*) (Singer et al., 1984; Massei and Genov, 2004; Cabezas-Díaz et al., Submitted for publication), other large wild herbivores (Putman et al., 1989; Flowerdew and Ellwood, 2001; Smit et al., 2001) or even domestic cattle (Steen et al., 2005). In such circumstances, the reproductive success and survival of predators, including the European wildcat, could be seriously constrained (Flowerdew and Ellwood, 2001). Indeed, agricultural changes and the increase of management for large game (at least in the Mediterranean region) have already resulted in a significant increase in the number of large ungulates in many natural areas (e.g., Sáez-Royuela and Tellería, 1986; Carranza, 1999; Bernabeu, 2000).

The aim of this study was to model European wildcat abundance in a large area with a good conservation status where human pressures are low (this is, under the best natural conditions available), and where the variability of habitat structure and the presence and abundance of other species are reasonably well known. Species that, a priori, could be thought to have a stronger effect on wildcat presence and abundance were targeted. In particular, we studied the effects of rabbit abundance and two species of large ungulates, the wild boar and the red deer (*Cervus elaphus*), on European wildcat populations. We also considered the possible effects of structural environmental variables.

We used information from the literature to generate two related hypotheses: H1 states that European wildcat abundance will be higher in areas where rabbit abundance is also high (Lozano et al., 2003); and H2 states that the abundance of European wildcat will decrease in areas where wild boar and red deer are very abundant, due to the reduction of prey density.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study area

The study was conducted in Monfragüe Natural Park (Cáceres), a large protected area in west-central Spain (Fig. 1), during the spring of 2004. Monfragüe is located between the rivers Tiétar and Tajo and covers a total area of 17,852 ha. This area is currently being considered for proclamation as a National Park because it is a good example of a typical Mediterranean ecosystem on the Iberian Peninsula, and is utilised by several threatened species including the

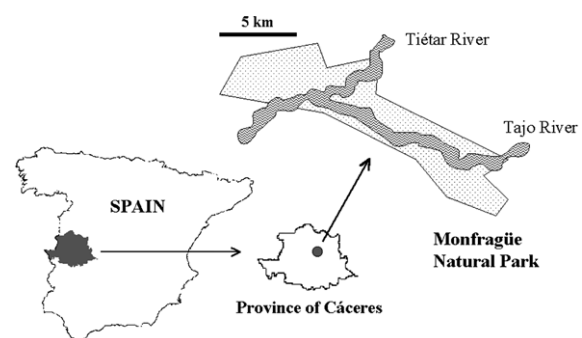


Fig. 1 – Location of the study area, Monfragüe Natural Park, on the Iberian Peninsula within the province of Cáceres.

black vulture (*Aegypius monachus*), iberian imperial eagle (*Aquila adalberti*) and black stork (*Ciconia nigra*).

Monfragüe Natural Park is a moderately mountainous area (250–470 m a.s.l.) located in a relatively flat region, although it does not compare in height to the mountains of central Spain. The climate of Monfragüe is typically Mediterranean, with hot and dry summers, mild winters and moderately rainy autumns and springs (Font, 1983). Due to the geographical location and climatic conditions, Monfragüe exhibits Mediterranean vegetation typical of central Spain. It is mainly covered by woodlands dominated by cork oak (*Quercus suber*), although a large diversity of shrubs is also present, including *Cistus* spp., *Phyllirea angustifolia*, *Arbutus unedo* and *Erica* spp. (see Peinado and Rivas-Martínez, 1987). In addition to woodlands, the landscape is also dominated by eucalyptus (*Eucalyptus globulus*) and pine (*Pinus* spp.) plantations, and deforested areas (promoted by eucalyptus removal). Vegetation is mainly related to slope, with north-facing areas covered by typical Mediterranean scrubland and south-facing slopes covered by less diverse Mediterranean scrubland, comprising gum cistus (*Cistus ladanifer*) and other xeric species such as *Rosmarinus officinalis* and *Lavandula stoechas*.

Human use of these landscapes has modified the original vegetation, and in some places the natural vegetation has been replaced by large areas devoted to extensive livestock rearing. These areas constitute the so-called “dehesas”, a typical savannah-like habitat covered by pastureland and scattered trees of cork and holm oaks (*Quercus ilex*).

The majority of Monfragüe Natural Park is within private property. In addition to livestock keeping, sport hunting is an important activity in this area, mainly focused on big game species, especially red deer. Wild boar and red deer abundances vary significantly through the park, with high densities in several places. In contrast, rabbits are scarcer and, where present, often consist of only a few small and fragmented populations (Cabezas-Díaz et al., Submitted for publication).

Monfragüe Natural Park is located in a region of Spain with low human density, and within the park there are only a few isolated houses. As a consequence, domestic cat density is low. Furthermore, the results from several studies show that wildcats are not strongly genetically introgressed neither in this region (Fernández et al., 1992) nor more broadly on the Iberian Peninsula (Pierpaoli et al., 2003; Ruiz-García et al., unpublished data). Furthermore, isolation or fragmentation is not a problem for wildcats in Monfragüe, as they belong to the continuous population of central Spain. Predator control may not have provoked a strong decline in wildcat populations because it is related to small game hunting (see Virgós and Travaini, 2005), which has not been important in this region during decades. As a consequence probably wildcat populations maintained a good abundance. Currently predator control is not allowed in the park.

## 2.2. Sampling protocol

The park was divided into 2 × 2 km plots following UTM coordinates. A total of 30 plots were sampled which homogeneously covered almost the total area of the park, excluding only from all the potential plots those with lack of pre-

existing paths or roads and a few with impossible access. In each plot, a 2 km survey transect was searched for wildcat scats. The survey routes were along paths or roads of 1–5 m width (according to the possibility of cars or people entry to the different places), but those with car traffic were avoided. Indeed, most of the park is closed to the public so paths and roads are rarely used. Wildcat scats were recognised using the methods of Lozano et al. (2003); however, when the assignment of a particular scat was not clear, the scat was not included in the sample.

In order to derive an abundance index based on the frequency of occurrence (Gaston, 1991; see also a similar methodology in Lozano et al., 2003) each survey route was divided into 200-m length segments, yielding 10 segments per transect. In each segment the presence of wildcat scats was recorded, which allowed the derivation of a simple abundance index as follows: number of segments with scats/10 segments. This index mitigates the potential biases of an index based on scat density (discussed in Clevenger, 1993; Virgós et al., 2000). The potential bias produced by sampling during different seasons (Andelt and Andelt, 1984; Cavallini, 1994; Lozano et al., 2003) was avoided by restricting sampling to spring.

In the case of rabbit, we recorded the number of latrines along the survey route, following a similar protocol to previous works (Palma et al., 1999; Palomares, 2001; Virgós et al., 2003). For wild boar, we reported the presence of signs (e.g., rooting activity and scats; see Abáigar et al., 1994; Virgós, 2002) in each segment. Occurrence of red deer was asserted through the observation of pellet-groups along survey transects, a method used to study the distribution, abundance and habitat use of several ungulate species (see Medin and Anderson, 1979; White and Eberhardt, 1980; Bailey and Putman, 1981; Virgós and Tellería, 1998). We derived a combined index of ungulates abundance as the sum of wild boar and red deer abundance indexes in each plot.

During the sampling of survey routes we also estimated variables related to habitat structure: tree cover, shrub cover <50 cm height, shrub cover >50 cm height, herbaceous cover, average tree height and average shrub height. All of these variables were expected to be important based on results from previous studies on wildcat ecology demonstrating their influence on distribution and habitat selection at different scales (Corbett, 1979; Easterbee et al., 1991; Lozano et al., 2003). These variables were visually estimated every 200 m in a circle of 15 m radius at the end of each segment. Prior to sampling, field workers (the same four people throughout the study) performed trials to homogenise estimations. We used average values for the 10 sampling segments for each plot in the analyses.

## 2.3. Statistical analyses

Normality and homogeneity of variance were verified for all variables, and those that did not conform to the requirements for parametric tests were normalised (Zar, 1984) or tested for positive kurtosis (Underwood, 1996). The potential effect of the width of survey routes on wildcat abundance index was tested using a simple regression analysis. Correlation analysis was used to test the association between rabbit

and ungulates abundances. Given that habitat variables were inter-correlated, we performed a factor analysis with a varimax rotation to reduce them to uncorrelated retained factors. A general linear model (GLM) with normal errors and identity link was obtained, using the wildcat abundance index as the response variable and as predictors the rabbit and ungulates abundance indexes and the orthogonal factors of habitat.

In order to select the best model, we used an information theoretical-approach (Burnham and Anderson, 2002), which compares the suitability of a series of candidate models according to their AIC values. AIC ranks models looking for a compromise between bias and variance, and using the principle of parsimony (see Burnham and Anderson, 2002). In this framework, we generated models using the best subset procedure and they were ranked according to AIC values, where model with the lowest AIC is the best one. The AIC values obtained were corrected using the AICc expression for small sample sizes (Burnham and Anderson, 2002). We also reported the  $\Delta\text{AIC}$  value in order to compare the difference between each model and the best model. As a rule, a  $\Delta_i < 2$  suggests substantial evidence for the model (and then for the variables included), values between 3 and 7 indicate that the model has considerably less support, whereas a  $\Delta_i > 10$  indicates that the model is very unlikely (Burnham and Anderson, 2002). All statistical analyses were conducted with the Statistica 6.0 computer package for Windows (StatSoft, 2001).

### 3. Results

The wildcat was relatively well distributed across Monfragüe Natural Park. Indeed, wildcat scats were found in 20 of the 30 plots (66.7%). No relationship was obtained between width of survey routes and wildcat abundance index ( $R = 0.09$ ;  $F_{1,28} = 0.27$ ;  $P > 0.05$ ). The maximum abundance index for wildcats was 0.6, with a mean value of  $0.15 \pm 0.03$  SE when pooling all plots. Rabbits had a more restricted distribution and a low abundance within the park. Rabbit latrines were found in only 10 plots and had a mean abundance index of  $0.08 \pm 0.02$  SE. The maximum value for a plot was 0.4.

In contrast, both wild boar and red deer were present in almost all plots across the park. These species were very abundant in several plots and were absent from only one plot (a different plot for each species). The most abundant species was the wild boar (mean index of abundance =  $0.59 \pm 0.06$  SE), and reached the maximum value of 1.0 in six plots. The

mean abundance index for red deer was slightly lower ( $0.53 \pm 0.06$  SE), and showed the maximum value in four plots. The combined index of ungulates abundance was negatively associated to rabbit abundance index ( $R = -0.46$ ;  $P < 0.05$ ) (for more details about this relationship, see Cabezas-Díaz et al., Submitted for publication).

The factor analysis with habitat variables produced two orthogonal factors which explained 59.84% of the total variance. Factor 1 described a gradient from areas with high cover of shrubs of >50 cm height (positive scores) to areas with high cover of herbs (negative scores). And factor 2 generated a gradient from locations with high cover of trees and shrubs of <50 cm height (positive scores) to areas with the opposite features. Factor scores are shown in Table 1.

These two orthogonal factors plus the rabbit and ungulates abundance indexes were used as predictors when performing a GLM, in which wildcat abundance index was used as the response variable. In total 15 alternative models were possible with these variables. In accordance with AICc values the best model included the rabbit abundance index, the combined index of ungulates abundance and factor 1 (Table 2). Thus, this GLM model (43.52% of the total variance explained) indicated that wildcat abundance was positively correlated to rabbit abundance and factor 1, whereas was negatively correlated to the abundance of ungulates (Table 3). The three best models included both rabbit and ungulates abundance indexes, supporting the key role of these variables in different alternative models. The role played by factor 2 to explain wildcat abundance was relatively less supported, although it was included in the third best model with a value of  $\Delta\text{AICc}$  lower than 2 (Table 2).

**Table 1 – Results from the factor analysis using habitat variables ( $n = 30$ )**

Variables	Factor 1	Factor 2
Tree cover	0.12	0.71 <sup>a</sup>
Shrub <50 cm cover	0.02	0.62 <sup>a</sup>
Shrub >50 cm cover	0.81 <sup>a</sup>	0.07
Herb cover	−0.75 <sup>a</sup>	0.11
Average tree height	−0.14	0.80 <sup>a</sup>
Average shrub height	0.87 <sup>a</sup>	−0.19
Eigenvalue	2.01	1.58
% Explained variance	33.46	26.38

<sup>a</sup> Indicates significant correlations of the original variables with the extracted factors.

**Table 2 – Candidate models with the number of parameters used ( $k$ ), the Akaike information criterion for small sample size (AICc), the difference between each selected model and the best model ( $\Delta\text{AIC}$ ), the log-likelihood ratio, and their respective  $P$ -values**

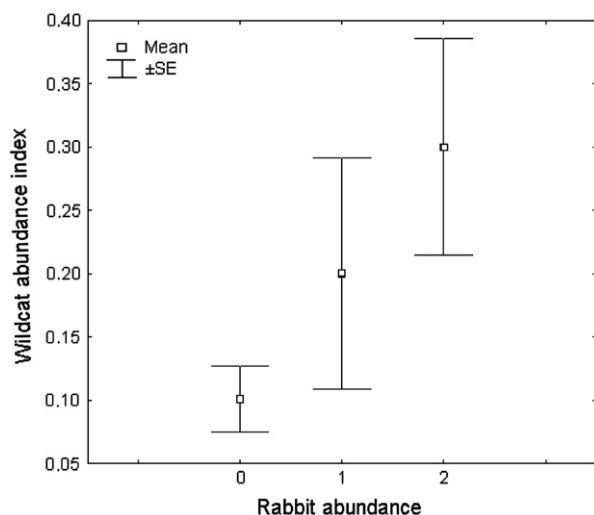
Models	$k$	AICc	$\Delta\text{AIC}$	Log-likelihood ratio	$P$
Rabbit + ungulates + Factor 1	3	−32.84	0	17.14	<0.001
Rabbit + ungulates	2	−31.87	0.97	13.69	0.001
Rabbit + ungulates + Factor 1 + Factor 2	4	−31.35	1.49	18.33	0.001

Following to Burnham and Anderson (2002), only models with  $\Delta\text{AIC} < 2$  are shown. Models were ordered from the lowest (best model) to the highest AICc value.



**Table 3 –  $\beta$  coefficients and standard errors of the most parsimonious GLM model to explain wildcat abundance using rabbit and ungulates abundance indexes and habitat factor 1 as predictors ( $n = 30$ )**

	$\beta$ coefficient	Standard error
Intercept	0.27	0.07
Rabbit abundance index	0.42	0.21
Ungulates abundance index	–0.13	0.05
Factor 1	0.04	0.02



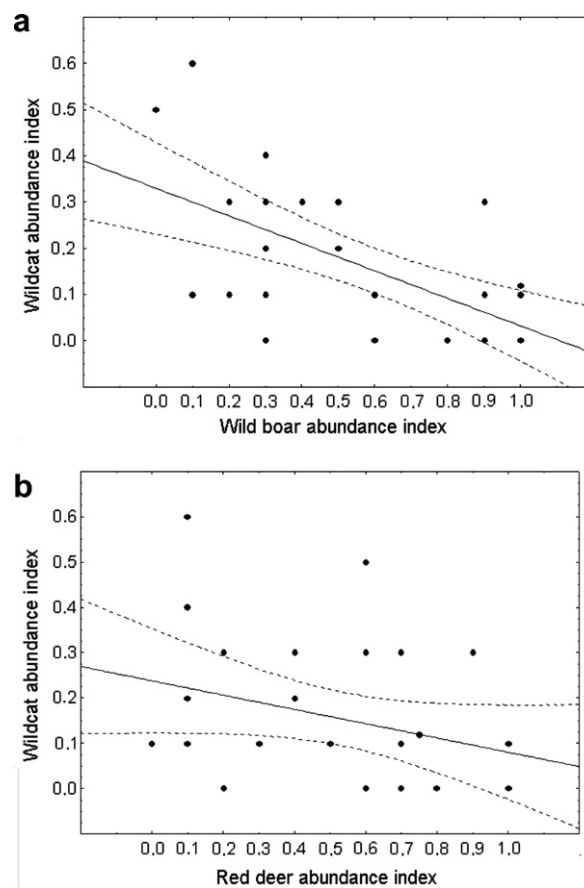
**Fig. 2 – Values for wildcat abundance index according to levels of rabbit abundance (absence: 0; minimal abundance: 1; maximal abundance: 2).**

The present data indicate that, in accordance with H1, wildcats were more abundant in areas where rabbit abundance was high (Fig. 2), which was the case only where ungulates were in low abundance. Thus, as suggested by H2, wildcat abundance was lower in those areas where large ungulates predominated (Figs. 3 and 4). In relation to the habitat, wildcats were more abundant in zones with high cover of tall shrubs and less numerous in areas highly covered by herbs. Moreover, and according to the third best model obtained, wildcat abundance could increase also in areas where the cover of trees is higher.

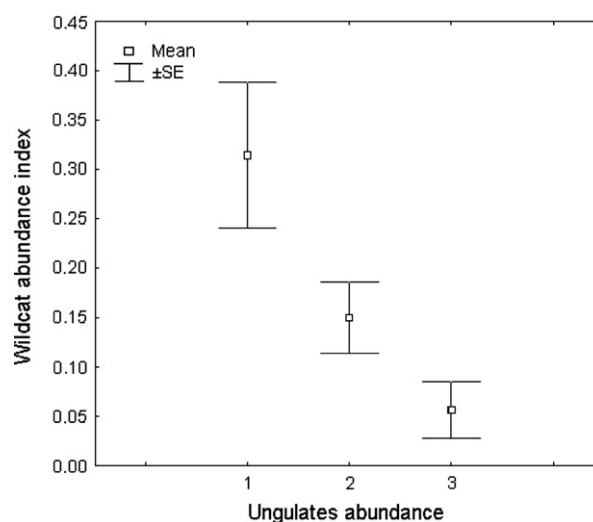
#### 4. Discussion

Our results record the first empirical evidence of a negative relationship between the wildcat and two large ungulates. In contrast to the results observed in relation to wild rabbits, which is a prey species for the wildcat, the relationship between this predator and the ungulates must be indirect. This is likely due to the reduction of prey availability for the wildcat by the separate or combined effect of high ungulate densities in different locations.

The detrimental effects of high wild boar densities on the environment are well known (for a review of wild boar impacts, see Massei and Genov, 2004). Wild boars are also known to eat wild rabbits, mainly juveniles (Abáigar, 1993; Hennig,



**Fig. 3 – Relationship between wildcat abundance index and the abundance index of (a) wild boar, and (b) red deer.**



**Fig. 4 – Values for wildcat abundance index according to levels of ungulates abundance (low abundance: 1; medial abundance: 2; high abundance: 3).**

1998) and rodents (Schley and Roper, 2003). In addition, wild boars impact the subterranean mammal community where their destructive rooting activity can lead to the disappearance of rodent species (Singer et al., 1984) and the removal

of the herbaceous cover (Bratton, 1974; Howe et al., 1981). In the study area, it has been possible to demonstrate that wild rabbit abundance is lower where wild boar are abundant, probably due to competition or direct predation (Cabezas-Díaz et al., Submitted for publication). In addition, the wild boar also exploits a large proportion of the mast production (Schley and Roper, 2003) and even actively searches for acorns buried and stored under the soil by *Apodemus* woodmice (Focardi et al., 2000), probably also influencing the population dynamics of seed-eating rodents.

Large herbivore species, such as the red deer, can out-compete small mammals (Smit et al., 2001) in a similar way to wild boar. It has been shown that the density of rodents decreases in accordance with high red deer activity, both by direct consumption of shared resources and by the loss of herbaceous and shrub cover in the environment (see Putman et al., 1989; Herrera, 1995; Flowerdew and Ellwood, 2001).

Thus, the combined effects of wild boar and red deer are likely to severely limit wild rabbit and rodent populations in general. In relation to rodents, for example, in Cabañeros National Park, which covers an area of 40,000 ha and contains high densities of both red deer and wild boar, less than 10 individual rodents were captured after an intensive field survey of 2400 traps/night (Díaz et al., unpublished data). Thus, the reduction of prey availability as a consequence of increased wild boar and red deer densities may therefore suppress wildcat populations. Supporting this idea, no negative association has been observed between ungulates and other carnivore species inhabiting the study area whose diets are less dependent on rabbits and rodents, as the stone marten (*Martes foina*) (Virgós et al., Submitted for publication) and the red fox (*Vulpes vulpes*) (authors, unpublished data).

Classical exploitative competition is operating where wild boars and wildcats compete directly for rodents and/or rabbits as prey. However, a less direct process could be in action where the reduction of wildcats is a consequence of exploitative competition among herbivores within the same trophic level. We can thus identify a new indirect mechanism underlying wildcat declines that we may call ‘apparent amensalism’ (see the conceptual model of this mechanism depicted

in Fig. 5). In this mechanism, ungulates do not gain any direct benefits from wildcat reduction, whereas wildcats are negatively impacted as an indirect result of exploitative competition between ungulates and their herbivore competitors.

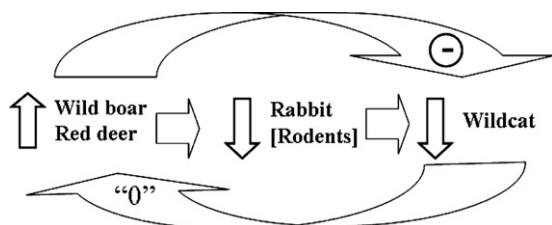
Indirect interactions, in which one species alters the distribution and abundance of another species through interactions with a third species, are not unknown in the ecological literature (reviewed in Strauss, 1991), but their effects on ecological communities remain unclear (Menge, 1995; Chase, 2000). A classical example is ‘apparent competition’ in which an increase in the density of one prey may lead to an increase in predator numbers and enhance predation on alternative prey (Holt, 1977; Holt and Lawton, 1994). More recently, Abrams and Matsuda (1996) proposed an alternative indirect interaction so-called ‘apparent mutualism’, in which an increase in density of a focal prey species reduce predation rate on an alternative prey due to predation saturation or selectivity in the abundant prey. Other possible types of indirect effects are clearly possible and predictable in nature (Abrams, 1992).

Thus, we proposed the apparent amensalism as a yet an unidentified form of indirect interaction that may have a large effect on composition and structure of ecological communities, and therefore be of high conservation interest. Indeed, Chaneton and Bonsall (2000) and Brasil and Abrams (2004), have proposed similar (0, –) interactions in food webs, but within the classical framework of interactions between prey species when they share enemies (e.g., apparent competition and mutualism). We suggest that this (0, –) interaction may be also detectable in other type of complex systems, for example, between predators and large herbivores. The importance of such indirect interactions for conservation biology has been emphasised by some authors coining new terms such as ‘mesopredator release’ (e.g., Soulé et al., 1988; Palomares et al., 1994; Courchamp et al., 1999), interaction in which top predator has a positive effect on prey density by controlling smaller predator populations, and as ‘competitor release’ (Caut et al., in press), in which the density reduction of competitors may lead to an increase in numbers of the competitors of high population growth rate.

#### 4.1. Conservation implications

Our research identifies the lack of prey availability as another threat for wildcat conservation in Europe, and additionally addresses elements implicated in the ecological process. Considering that wild rabbits and rodents are the main prey for wildcats across its range (Lozano et al., 2006), careful consideration of management strategies that may negatively affect their populations must be made. As wild rabbit, wild boar and red deer are hunting species, and their respective abundances govern wildcat populations, uninformed hunting practices are also identified as an important threatening process for the species.

The number of private areas devoted to big game hunting is increasing in Spain. Management of these areas may thus neglect smaller hunting species (e.g., rabbits, hares and red-legged partridges), and specially in the case of intensive big game hunting (e.g., Carranza, 1999; Bernabeu, 2000; Rodríguez and Delibes, 2004). On private lands, owners are particularly



**Fig. 5 – Graphical conceptual model for our proposed mechanism of ‘apparent amensalism’.** Wildcats are indirectly negatively affected by the increase of large ungulates (red deer and wild boar) as a consequence of direct competitive interactions between these and smaller herbivores such as rodents and rabbits which are the staple prey of wildcats. Large ungulates are not positively or negatively affected by the decrease of wildcats (a ‘0’ interaction). Rodents abundance was not measured in this study.

careful to protect red deer and the species can reach high densities through management practices such as food supplementation (Camina, 1995; Carranza, 1999). Such measures can also directly or indirectly favour the wild boar, which has been increasing in Europe for several decades (Sáez-Royuela and Tellería, 1986). The extreme increase of both red deer and wild boar densities in many hunting areas, where owners look for the maximum short-term economic benefit, not only worsen the status of the wild rabbit but can also cause the disappearance of rodents. Thus, it is difficult to reconcile current models of big game management with the plans for conservation of biodiversity, but this is a critical step towards including hunting as a new and alternative economic activity funded by European Union Rural Development Programs (REGHAB, 2002; Guttstein et al., 2005). Other threat includes the abandonment of land, which is also favouring both an increase of wild ungulates densities (in particular wild boar) and the decline of wild rabbit in some extension (e.g., Sáez-Royuela and Tellería, 1986; Bernabeu, 2000; Virgós et al., Submitted for publication).

We suggest the following measures to guarantee wildcat conservation in Europe based on the results from this study: (1) the application of a hunting management model compatible with the biodiversity conservation to be performed by wildlife professionals; (2) the maintenance of reasonable densities of wild ungulate species based on the type of environment and its carrying capacity, in order to improve rabbit and rodent densities in hunting lands.

Finally, we emphasise the necessity to further study the relationships between the abundance of predators and both their prey and large ungulates using a more experimental approach, which can clearly establish causality among the variables to confirm the results from this correlational study. Moreover, the effects of livestock density should be carefully examined to identify any negative effects on wildcats and other predators.

## Acknowledgements

We thank Álvaro Casanova, the leader of the Global Nature Foundation in Extremadura, for accommodation and logistical assistance during our field study in Monfragüe. We also thank the Director of Monfragüe Natural Park for granting us access to restricted areas, and the Forestry agents for their collaboration in the field. A.F. Malo, J.C. Atienza and three anonymous referees provided useful comments which greatly improved the manuscript.

## REFERENCES

- Abáigar, T., 1993. Régimen alimentario del jabalí (*Sus scrofa*, L. 1758) en el sureste Ibérico. Doñana. Acta Vertebrata 20, 35–48.
- Abáigar, T., del Barrio, G., Vericad, J.R., 1994. Habitat preference of wild boar (*Sus scrofa*) in a Mediterranean environment. Indirect evaluation by signs. Mammalia 58, 201–210.
- Abrams, P.A., 1992. Predators that benefit prey and prey that harm predators: unusual effects of interacting foraging adaptations. American Naturalist 140, 573–600.
- Abrams, P.A., Matsuda, H., 1996. Positive indirect effects between prey species that share predators. Ecology 77, 610–616.
- Andelt, W.F., Andelt, J.H., 1984. Diet bias in scat deposition rate surveys of coyote density. Wildlife Society Bulletin 12, 74–77.
- Bailey, R.E., Putman, R.J., 1981. Estimation of fallow deer (*Dama dama*) populations from faecal accumulation. Journal of Applied Ecology 18, 697–702.
- Bernabeu, R.L., 2000. Evaluación económica de la caza en Castilla-La Mancha. Ph.D. Thesis, Universidad de Castilla-La Mancha.
- Brassil, Ch.E., Abrams, P.A., 2004. The prevalence of asymmetrical indirect effects in two-host-one parasitoid system. Theoretical Population Biology 66, 71–82.
- Bratton, S., 1974. The effect of the European wild boar (*Sus scrofa*) on the high-elevation vernal flora in Great Smoky Mountains National Park. Bulletin of Torrey Botanical Club 101, 198–206.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- Cabezas-Díaz, S., Lozano, J., Mangas, J.G., Virgós, E. Ecological correlates of rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance in a quasi-extinct population: the negative role of high wild boar (*Sus Scrofa*) occurrence. Submitted for publication.
- Camina, A., 1995. Comparación de tres técnicas de censo en una población de ciervo (*Cervus elaphus* L.) de las montañas del Sistema Ibérico. Munibe 47, 137–141.
- Carranza, J., 1999. Aplicaciones de la Etología al manejo de las poblaciones de ciervo del suroeste de la Península Ibérica: producción y conservación. Etología 7, 5–18.
- Caut, S., Casanovas, J.G., Virgós, E., Lozano, J., Witmer, G.W., Courchamp, F., in press. Rats dying for mice: modelling the competitor release effect. Austral Ecology.
- Cavallini, P., 1994. Faces count as an index of fox abundance. Acta Theriologica 39, 417–424.
- Chanton, E.J., Bonsall, M.B., 2000. Enemy-mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. Oikos 88, 380–394.
- Chase, J.M., 2000. Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? Trends in Ecology and Evolution 15, 408–412.
- Clevenger, A.P., 1993. Sign surveys as an important tool in carnivore conservation research and management programmes. In: Seminar on the Management of Small Populations of Threatened Mammals. Council of Europe, Sofia, pp. 44–54.
- Corbett, L.K., 1979. Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. Ph.D. Thesis, University of Aberdeen.
- Courchamp, F., Langlais, M., Sugihara, G., 1999. Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. Journal of Animal Ecology 68, 282–292.
- Duarte, J., Vargas, J.M., 2001. Son selectivos los controles de predadores en los cotos de caza? Galemys 13, 1–9.
- Easterbee, N., Hepburn, L.V., Jefferies, D.J., 1991. Survey of the status and distribution of the wildcat in Scotland, 1983–1987. Nature Conservancy Council for Scotland, Edinburgh.
- Fernández, E., de Lope, F., de la Cruz, C., 1992. Morphologie crânienne du chat sauvage (*Felis silvestris*) dans le sud de la Péninsule ibérique: importance de l'introggression par le chat domestique (*Felis catus*). Mammalia 56, 255–264.
- Flowerdew, J.R., Ellwood, S.A., 2001. Impacts of woodland deer on small mammal ecology. Forestry 74, 277–287.
- Focardi, S., Capizzi, D., Monetti, D., 2000. Competition for acorns among wild boar (*Sus scrofa*) and small mammals in a Mediterranean woodland. Journal of Zoology, London 250, 329–334.
- Font, I., 1983. Climatología de España y Portugal. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.



- Gaston, K.J., 1991. How large is a species' geographic range? *Oikos* 61, 434–438.
- Guttenstein, E., Nielsen, T., Brett, C., Miller, H., Simpson, R., 2005. Rural development environmental programming guidelines. European Living Countryside Project, WWF European Policy Office, Bruselas.
- Hennig, R., 1998. Schwarzwild-Biologie, Verhalten, Hege und Jagd. B.L.V. Verlagsgesellschaft, München.
- Herranz, J., 2001. Efectos de la depredación y del control de predadores sobre la caza menor en Castilla-La Mancha. Ph.D. Thesis. Universidad Autónoma de Madrid.
- Herrera, J., 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management* 76, 197–201.
- Holt, R.D., 1977. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12, 197–229.
- Holt, R.D., Lawton, J.H., 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review Ecology and Systematics* 25, 495–520.
- Howe, T., Singer, F.J., Ackerman, B.B., 1981. Forage relationships of European wild boar invading northern hardwood forest. *Journal of Wildlife Management* 45, 748–754.
- Hubbard, A.L., McOrist, S., Jones, T.W., Boid, R., Scott, R., Easterbee, N., 1992. Is survival of European wildcats *Felis silvestris* in Britain threatened by interbreeding with domestic cats? *Biological Conservation* 61, 203–208.
- Langley, P.J.W., Yalden, D.W., 1977. The decline of the rare carnivores in Great Britain during the nineteenth century. *Mammal Review* 7, 95–116.
- Lecis, R., Pierpaoli, M., Birò, Z.S., Szemethy, L., Ragni, B., Vercillo, F., Randi, E., 2006. Bayesian analyses of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci. *Molecular Ecology* 15, 119–131.
- Lozano, J., Virgós, E., Malo, A.F., Huertas, D.L., Casanovas, J.G., 2003. Importance of scrub-pastureland mosaics on wild-living cats occurrence in a Mediterranean area: implications for the conservation of the wildcat (*Felis silvestris*). *Biodiversity and Conservation* 12, 921–935.
- Lozano, J., Moleón, M., Virgós, E., 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. *Journal of Biogeography* 33, 1076–1085.
- Malo, A.F., Lozano, J., Huertas, D.L., Virgós, E., 2004. A change of diet from rodents to rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Is the wildcat (*Felis silvestris*) a specialist predator? *Journal of Zoology, London* 263, 401–407.
- Massei, G., Genov, P.V., 2004. The environmental impact of wild boar. *Galemys* 16, 135–145.
- McOrist, S., Kitchener, A.C., 1994. Current Threats to the European Wildcat, *Felis silvestris*, in Scotland. *Ambio* 23, 243–245.
- McOrist, S., Boid, R., Jones, T.W., Hubbard, A.L., Easterbee, N., Jarret, O., 1991. Some viral and protozoal diseases of the European wildcat *Felis silvestris*. *Journal of Wildlife Diseases* 27, 693–696.
- Medin, D.E., Anderson, A.E., 1979. Modeling the dynamics of a Colorado Mule deer population. *Wildlife Monographs* 68, 1–77.
- Menge, B.A., 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interactions webs: patterns and importance. *Ecological Monographs* 65, 21–74.
- Palma, L., Beja, P., Rodrigues, M., 1999. The use of sighting data to analyse Iberian lynx habitat and distribution. *Journal of Applied Ecology* 36, 812–824.
- Palomares, F., 2001. Comparison of 3 methods to estimate rabbit abundance in a Mediterranean environment. *Wildlife Society Bulletin* 29, 578–585.
- Palomares, F., Gaona, P., Ferreras, P., Delibes, M., 1994. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses, and rabbits. *Conservation Biology* 9, 295–305.
- Parent, G.H., 1975. La migration récente, a caractère invasionnel, du chat sauvage, *Felis silvestris silvestris* Schreber, en Lorraine belge. *Mammalia* 39, 251–288.
- Peinado, M., Rivas-Martínez, S., 1987. La vegetación de España. Publicaciones Universidad de Alcalá, Madrid.
- Pierpaoli, M., Birò, Z.S., Herrmann, M., Hupe, K., Fernandes, M., Ragni, B., Szemethy, L., Randi, E., 2003. Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology* 12, 2585–2598.
- Putman, R.J., Edwards, P.J., Mann, J.C.E., How, R.C., Hill, S.D., 1989. Vegetational and faunal changes in an area of heavily grazed woodland following relief of grazing. *Biological Conservation* 47, 13–32.
- REGHAB, 2002. Reconciling bird game hunting and biodiversity. Instituto de Investigación en Recursos Cinegeticos, Ciudad Real.
- Rodríguez, A., Delibes, M., 2004. Patterns and causes of non-natural mortality in the Iberian lynx during a 40 year period of range contraction. *Biological Conservation* 118, 151–161.
- Sáez-Royuela, C., Tellería, J.L., 1986. The increased population of the Wild Boar (*Sus scrofa*) in Europe. *Mammal Review* 16, 97–101.
- Schley, L., Roper, T.J., 2003. Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Review* 33, 43–56.
- Singer, F.J., Swank, W.T., Clebsch, E.E.C., 1984. Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *Journal of Wildlife Management* 48, 464–473.
- Smit, R., Bokdam, J., den Ouden, J., Olff, H., Schot-Opschoor, H., Schrijvers, M., 2001. Effects of introduction and exclusion of large herbivores on small rodent communities. *Plant Ecology* 155, 119–127.
- Soulé, M.E., Bolger, D.T., Alberts, A.C., Wright, J., Sorice, M., Hill, S., 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2, 75–92.
- Stahl, P., Artois, M., 1991. Status and Conservation of the wild cat (*Felis silvestris*) in Europe and around the Mediterranean rim. Council of Europe, Strasbourg.
- StatSoft, 2001. STATISTICA® for Windows, version 6.0, StatSoft Inc., Tulsa.
- Steen, H., Mysterund, A., Austrheim, G., 2005. Sheep grazing and rodent populations: evidence of negative interactions from a landscape scale experiment. *Oecologia* 143, 357–364.
- Strauss, S.Y., 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *Trends in Ecology and Evolution* 6, 206–210.
- Underwood, A.J., 1996. Experiments in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Virgós, E., 2002. Factors affecting wild boar (*Sus scrofa*) occurrence in highly fragmented Mediterranean landscapes. *Canadian Journal of Zoology* 80, 430–435.
- Virgós, E., Tellería, J.L., 1998. Habitat selection of roe deer in Spain: constraints in the distribution of a species. *Canadian Journal of Zoology* 76, 1294–1299.
- Virgós, E., Travaini, A., 2005. Relationship between Small-game Hunting and Carnivore Diversity in Central Spain. *Biodiversity and Conservation* 14, 3475–3486.
- Virgós, E., Recio, M.R., Cortés, Y., 2000. Stone Marten (*Martes foina*) use of different landscape types in the mountains of central Spain. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65, 375–379.
- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Malo, A.F., Lozano, J., Huertas, D.L., 2003. Factors shaping European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance in continuous and fragmented populations in central Spain. *Acta Theriologica* 48, 113–122.

- 
- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Mangas, J.G., Lozano, J. When carnivores meet fruits: the pervasive effect of strawberry tree abundance on the occurrence of stone martens (*Martes foina*). Submitted for publication.
- White, G.C., Eberhardt, L.E., 1980. Statistical analysis of deer and elk pellet-group data. *Journal of Wildlife Management* 44, 121–131.
- Yamaguchi, N., Kitchener, A.C., Driscoll, C.A., Ward, J.M., Macdonald, D.W., 2004. Craniological differentiation amongst wild-living cats in Britain and southern Africa: natural variation or the effects of hybridisation? *Animal Conservation* 7, 339–351.
- Zar, J.H., 1984. *Biostatistical Analysis*, 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.

# CAPÍTULO 5

---

**Tendencias poblacionales del Gato montés (*Felis silvestris*) en España central: ¿Existe alguna relación con las características del paisaje o con la dinámica poblacional del Conejo (*Oryctolagus cuniculus*)?**

## **Tendencias poblacionales del Gato montés (*Felis silvestris*) en España central: ¿Existe alguna relación con las características del paisaje o con la dinámica poblacional del Conejo (*Oryctolagus cuniculus*)?**

### **Resumen**

Se desconoce en gran medida las tendencias de población del gato montés (*Felis silvestris*) prácticamente en toda su área de distribución, a pesar de que esta información es crucial para estimar el estado real de conservación de la especie. En este trabajo se recoge la tendencia poblacional del gato montés en una región del centro de España entre los periodos 1997-2002 y 2004-2005, y se estudia la posible influencia de la estructura del paisaje y las variaciones de la abundancia de conejo (*Oryctolagus cuniculus*) sobre los cambios poblacionales observados en el gato montés. Los resultados se basan en la variación temporal de los índices de abundancia calculados previamente para ambas especies. Mientras que el gato montés se ha mantenido estable a escala regional, el conejo ha aumentado su abundancia en un 65% en el periodo considerado. Existieron variaciones locales de abundancia de gato montés, que no tuvieron relación con variables de paisaje. Las tendencias poblacionales de gato montés y conejo tampoco estuvieron correlacionadas, y este resultado no apoyaría tampoco una posible regulación por parte del predador de la dinámica poblacional de la presa.

### **Introducción**

El gato montés (*Felis silvestris* Schreber, 1775) es una especie de carnívoro mediano incluido en el Apéndice II del Convenio de Berna, y declarado por tanto como “especie estrictamente protegida”. A raíz de su preocupante situación en el continente europeo se tomó conciencia de la necesidad de aumentar el conocimiento científico sobre diferentes aspectos de su biología (Stahl y Artois, 1991; Council of Europe, 1993) y tener así más herramientas para intentar resolver o mitigar los distintos problemas de conservación de la especie (Stahl y Artois, 1991; McOrist y Kitchener, 1994; Lozano *et al.*, 2007). Fruto de estas recomendaciones se ha avanzado mucho en diferentes campos

de la biología del gato montés, fundamentalmente en genética (Pierpaoli *et al.*, 2003; Lecis *et al.*, 2006), morfología (Yamaguchi *et al.*, 2004; Kitchener *et al.*, 2005), ecología trófica (Gil-Sánchez *et al.*, 1999; Malo *et al.*, 2004; Lozano *et al.*, 2006) y preferencias de hábitat (Lozano *et al.* 2003; Lozano *et al.*, 2007; Klar *et al.*, 2008).

Sin embargo, muy poco se conoce todavía sobre otros aspectos básicos del gato montés como su distribución detallada en amplias regiones, su biología reproductiva o la dinámica de sus poblaciones (Stahl y Artois, 1991; Stahl y Leger, 1992; Sunquist y Sunquist, 2002). En concreto, existen muy pocos datos cuantitativos sobre la evolución temporal de las poblaciones del gato montés y las variables ecológicas relacionadas en su área de distribución (Stahl y Artois, 1991; Council of Europe, 1993), de tal manera que la valoración del estado de conservación de la especie y sus tendencias poblacionales se basan más en estudios cualitativos de distribución, y en simples sospechas o especulaciones sobre la incidencia concreta de determinadas amenazas, antes que en los criterios cuantitativos de la Unión Mundial para la Conservación (IUCN) establecidos para la adjudicación de categorías de amenaza (véase IUCN, 2001).

Así por ejemplo, el Grupo de Especialistas en Félidos de la IUCN modificó en su última revisión la clasificación del gato montés de “Vulnerable” a “Preocupación Menor” en base fundamentalmente al área total de distribución de la especie en Europa (IUCN, 2006), pero esta institución reconoce que las amenazas son crecientes y estima que actualmente la tendencia general de sus poblaciones es negativa, aunque dicha tendencia no ha sido en realidad cuantificada. De la misma forma, en España se ha propuesto para el gato montés la categoría de “Casi Amenazado” en el nuevo Libro Rojo de los Mamíferos (Palomo *et al.*, 2007), pero sin que esta clasificación se apoye en estimas de población ni en datos de seguimiento temporal de poblaciones, sino en las meras percepciones de varios expertos en la especie.

Por tanto, para poder valorar de forma objetiva y precisa el estado de conservación del gato montés en su área de distribución actual, y particularmente en España, así como la tendencia de sus diferentes poblaciones a lo largo del tiempo, es imprescindible establecer programas específicos de seguimiento que se realicen con una metodología estandarizada. La obtención de series temporales de datos cuantitativos

permitiría también estudiar las variables del medio que puedan relacionarse con los cambios observados, y construir así modelos demográficos más robustos (Barker y Sauer, 1992; Thomas y Martin, 1996; Fewster *et al.*, 2000). Pero esta información puede utilizarse también como un primer paso en la evaluación de las relaciones depredador – presa. Ciertamente, el estudio temporal de las tendencias de población de los predadores y sus presas puede servir para arrojar luz sobre el posible efecto limitante o regulador que el predador puede ejercer sobre sus principales presas (véase Errington, 1946; Boutin, 1995; Sinclair y Pech, 1996; Banks, 1999), ayudando así a diseñar estudios más detallados sobre el impacto real de los predadores.

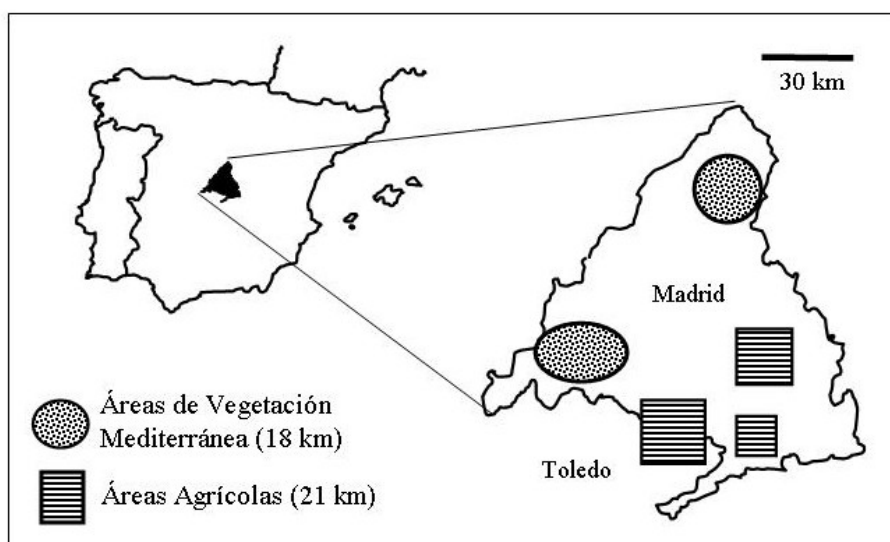
Con todo, este trabajo se propone: 1) establecer objetivamente, proponiendo un método cuantitativo basado en el censo de excrementos, la tendencia poblacional del gato montés durante los últimos años en una región de España central; 2) analizar si las variaciones locales en las poblaciones de gato montés guardan relación con ciertas características del paisaje o los cambios en la abundancia de su presa preferida, el conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*) (Lozano *et al.*, 2006); y 3) realizar una primera aproximación a la posibilidad de que el gato montés haya podido ejercer un efecto limitante sobre el conejo, en base a sus respectivas tendencias de población.

## **Material y Métodos**

### **Área de estudio y diseño del trabajo**

Para el análisis de las tendencias de población del gato montés y el conejo se utilizó como punto de partida una base de datos preexistente de índices de abundancia (basados en la frecuencia de aparición de excrementos) calculados para las dos especies en 39 lugares diferentes de una región de España central, concretamente en las provincias de Madrid y Toledo (Figura 1). Estas 39 áreas fueron muestreadas en diferentes momentos entre los años 1997 y 2002 (a partir de ahora Periodo 1) repartiéndose de la siguiente forma: entre 1997 y 2000 se muestrearon 18 lugares en el norte y oeste de Madrid, cuyo paisaje estuvo dominado por vegetación típicamente mediterránea (Rivas-Martínez, 1982); mientras que durante la primavera de 2002 se

muestrearon 21 lugares más en áreas esteparias, dominadas por cultivos herbáceos (principalmente cereal), en el sureste de Madrid y el norte de Toledo.



**Figura 1.** Localización y tipos de hábitat de los lugares muestreados en el centro de España, pertenecientes a las provincias de Madrid y Toledo.

Los diferentes aspectos detallados tanto del área de estudio como de la metodología de muestreo empleada pueden encontrarse en Lozano *et al.* (2003) y Virgós *et al.* (2003). Básicamente, en cada uno de los 39 lugares se realizó un transecto por camino de un kilómetro de longitud en busca de excrementos de cada especie, calculando un índice de abundancia (IA) específico en base a su frecuencia de aparición. Así, se contabilizó para el gato montés el número de segmentos de 200 m con presencia de excrementos, dividiéndose por el número total de segmentos del transecto (cinco); para el conejo, se contabilizaron cada 200 m el número de cagarruteros encontrados en una banda de 50 m y 2 m de ancho perpendicular al propio camino.

Con el objeto de apreciar las tendencias poblacionales de gato montés y conejo en el tiempo, a través de las posibles variaciones en los respectivos índices de abundancia, se volvieron a muestrear exactamente los mismos 39 transectos entre otoño de 2004 y primavera de 2005 (a partir de ahora Periodo 2). Por tanto, la diferencia temporal entre el Periodo 1 y el Periodo 2 fue de entre siete y cinco años según los

lugares para las áreas de vegetación mediterránea, y de tres años para las áreas esteparias de uso agrícola. Para que ambos periodos de tiempo fueran completamente comparables, los muestreos y el cálculo de los índices de abundancia (IA) se efectuaron siguiendo la misma metodología; cada transecto se prospectó exactamente en el mismo mes del año y el equipo de trabajo estuvo formado por al menos una de las personas que participó en el muestreo inicial. La tendencia temporal para ambas especies se calculó a través del porcentaje de cambio poblacional (basado en la variación de los índices respectivos de abundancia), utilizando la expresión de Fewster *et al.* (2000):

$$[IA(t_2) - IA(t_1) / IA(t_1)] \times 100$$

donde  $IA(t_n)$  es el valor del índice de abundancia de la especie para el periodo t.

Además del índice de abundancia (IA) para cada especie por lugar muestreado, se caracterizó la estructura del paisaje en una superficie de 9 km<sup>2</sup> alrededor de cada transecto (para una justificación biológica de la resolución espacial escogida véase Lozano *et al.*, 2003), estimándose las siguientes variables: número de cursos de agua, índice de abruptuosidad (relieve), coberturas de pasto, de cultivo, de matorral, de bosque y de suelo urbanizado. Todas estas variables fueron medidas sobre un mapa detallado de uso del suelo a escala 1:50.000.

#### Análisis estadístico

La normalidad y homogeneidad de varianzas se verificaron para todas las variables, y aquellas que no cumplieron con los requisitos para realizar tests paramétricos fueron transformadas (Zar, 1984) o se comprobó la positividad de su kurtosis (Underwood, 1996). Para establecer las tendencias poblacionales del gato montés y el conejo a escala regional en los últimos años se compararon los índices de abundancia medios entre el Periodo 1 y el Periodo 2 a través de un T-test para muestras dependientes. Dado que las variables de paisaje se encontraban correlacionadas entre sí, para eliminar la redundancia y los efectos de la multicolinealidad en los análisis de regresión múltiple (véase Graham, 2003), dichas variables fueron resumidas en factores ortogonales independientes a través de un Análisis de Componentes Principales (ACP).



Posteriormente, los factores obtenidos fueron utilizados como predictores, junto al tipo de hábitat (vegetación mediterránea vs. agrícola) y el porcentaje de cambio poblacional del conejo, en un Modelo General Lineal (GLM) para la variación poblacional del gato montés en la región, utilizando el porcentaje de cambio poblacional del predador como variable respuesta. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa Statistica 6.0 (StatSoft, 2001).

## **Resultados**

A escala regional no hubo variación en el número de lugares con presencia de gato montés entre el Periodo 1 y 2, encontrándose la especie en 18 de los 39 lugares muestreados. Sin embargo dichos lugares no fueron siempre los mismos, ya que en el Periodo 2 no se detectó al gato montés en 6 áreas en las que estuvo presente en el Periodo 1, mientras que apareció en el Periodo 2 en otros 6 lugares en los que no se detectó con anterioridad. En cuanto al tipo de hábitat considerado, el gato montés estuvo presente en 10 áreas de vegetación mediterránea en el primer muestreo (Periodo 1), pasando a siete en el segundo muestreo (Periodo 2), perdiéndose por tanto tres lugares con presencia de la especie en este hábitat. Mientras, de ocho áreas esteparias de uso agrícola con presencia pasó a 11 lugares en el Periodo 2. En el caso del conejo de monte la variación fue mínima, pues de 23 lugares con presencia de la especie se pasó a 24 en el Periodo 2, con 11 lugares ocupados en ambos periodos en las áreas de vegetación mediterránea, y pasando de 12 a 13 lugares con presencia de conejo en las áreas agrícolas.

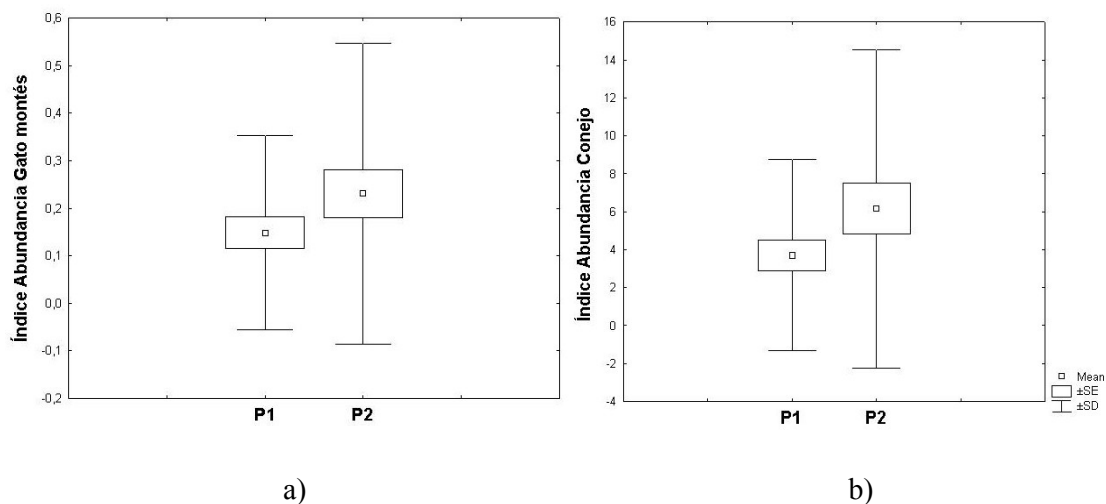
A escala local se encontraron variaciones en el índice de abundancia entre los dos periodos de tiempo considerados en las poblaciones tanto de gato montés como de conejo de monte. De los 39 lugares muestreados, el gato montés aumentó en 15 de ellos, disminuyó en 6 y se obtuvo el mismo índice de abundancia en los 18 sitios restantes. En el caso del conejo, también se mantuvo estable en 18 lugares, mientras que su abundancia aumentó en 16 y disminuyó en 5. Es interesante destacar que el conejo vio incrementado su índice de abundancia en 6 áreas donde también aumentó el gato montés, aumentando también en otros 7 lugares más en los que la abundancia del

predador se mantuvo estable. Así, de las 39 zonas estudiadas en la región solamente en 3 de ellas coincidió una disminución del conejo con un aumento de gato montés.

A escala regional, considerando el conjunto de lugares muestreados en todo el área de estudio, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en los índices medios de abundancia de gato montés entre ambos periodos de tiempo ( $t = -1,55$ ,  $df = 38$ ,  $p = 0,13$ ; véase Tabla 1), por lo que puede afirmarse que la abundancia de gato montés no ha sufrido cambios durante los últimos años en la región (Figura 2a). En el caso del conejo de monte el índice medio de abundancia fue significativamente mayor en el Periodo 2 tanto en las áreas de vegetación mediterránea ( $t = -2,68$ ,  $df = 17$ ,  $p < 0,05$ ) como en el conjunto de la región ( $t = -2,31$ ,  $df = 38$ ,  $p < 0,05$ ). Por tanto, entre los dos periodos de tiempo considerados el conejo de monte incrementó sus poblaciones en un 71,71% en las áreas de vegetación mediterránea, y en un 65,32% a escala regional (Figura 2b). Todos los resultados de las comparaciones de las poblaciones de gato montés y conejo entre el Periodo 1 y el Periodo 2, considerando también los diferentes tipos de hábitat, se muestran con detalle en la Tabla 1.

	Periodo 1 (media IA $\pm$ SE)	Periodo 2 (media IA $\pm$ SE)	t	df	p
<i>Gato montés</i>					
Áreas de vegetación mediterránea	0,19 $\pm$ 0,05	0,27 $\pm$ 0,09	-0,81	17	0,43
Áreas agrícolas	0,11 $\pm$ 0,04	0,2 $\pm$ 0,05	-1,53	20	0,14
Total	0,15 $\pm$ 0,03	0,23 $\pm$ 0,05	-1,55	38	0,13
<i>Conejo</i>					
Áreas de vegetación mediterránea	4,56 $\pm$ 1,5	7,83 $\pm$ 2,04	-2,68	17	< 0,05
Áreas agrícolas	3 $\pm$ 0,77	4,71 $\pm$ 1,77	-0,89	20	0,39
Total	3,72 $\pm$ 0,8	6,15 $\pm$ 1,34	-2,31	38	< 0,05

**Tabla 1.** Índices medios de abundancia (IA) de gato montés y conejo por tipo de hábitat y para el total de áreas muestreadas. Se muestran los resultados del T-test para muestras dependientes ( $n = 39$ ) comparando el Periodo 1 (1997-2002) con el Periodo 2 (2004-2005).



**Figura 2.** Índices medios de abundancia (IA) en el área de estudio para el Periodo 1 (1997-2002) y el Periodo 2 (2004-2005) de a) gato montés y b) conejo de monte. La diferencia en la abundancia de conejo es estadísticamente significativa.

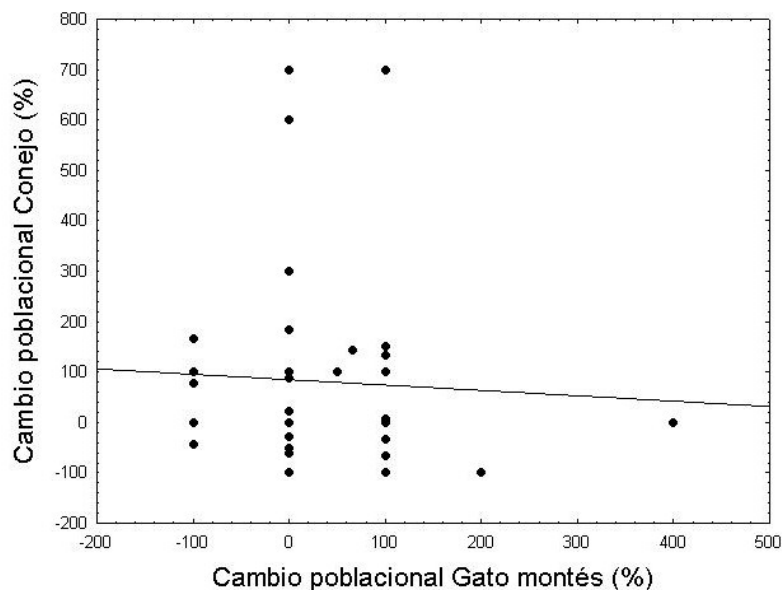
El Análisis de Componentes Principales (ACP), realizado con las variables de paisaje, extrajo dos factores ortogonales que explicaron conjuntamente el 77% de la varianza total (Tabla 2). El factor 1 separó las áreas más abruptas, con mayor cantidad de cursos de agua y cobertura de pastos, matorral y bosque (valores positivos), de aquellas otras zonas más llanas y secas en las que predominaron los cultivos (valores negativos). El factor 2 describió simplemente un gradiente desde las áreas más urbanizadas (valores positivos) a las que menos lo estaban (valores negativos).

Para la construcción de un modelo de la variación poblacional de gato montés a escala regional se utilizaron en un análisis de GLM como predictores los factores de paisaje del ACP, el tipo de hábitat y el porcentaje de cambio poblacional del conejo, mientras el porcentaje de cambio poblacional de gato montés se utilizó como variable respuesta. Sin embargo, no se obtuvo ningún modelo significativo ( $r^2 = 0,036$ ,  $F_{4, 34} = 0,32$ ,  $p = 0,86$ ). Por tanto, las variaciones locales en el índice de abundancia del gato montés en la región no estuvieron asociadas a ninguna característica particular de

hábitat o paisaje; y por otro lado, la ausencia de correlación entre los porcentajes de cambio poblacional de gato montés y conejo ( $r = -0,05$ ,  $p = 0,75$ ; Figura 3) no apoya la posibilidad de que la predación ejercida por el felino jugara un papel regulador en la dinámica del conejo. Los coeficientes de correlación entre las distintas variables consideradas y el porcentaje de cambio poblacional del gato montés se muestran en la Tabla 3.

<i>Variables</i>	factor 1	factor 2
Cobertura de pasto	0,85*	0,06
Cobertura de cultivo	-0,95*	-0,00
Cobertura de matorral	0,86*	0,02
Cobertura forestal	0,72*	-0,21
Cobertura urbana	0,01	0,99*
Relieve	0,89*	0,06
Cursos de agua	0,82*	0,01
Eigenvalor	4,366	1,028
% Varianza explicada	62,37	14,69

**Tabla 2.** Resultados del Análisis de Componentes Principales (ACP) utilizando las variables de paisaje referidas a los 9 km<sup>2</sup> de superficie alrededor de cada transecto de muestreo ( $n = 39$ ). \* indica correlaciones significativas entre las variables originales y los factores extraídos.



**Figura 3.** Relación entre los porcentajes de cambio poblacional de gato montés y conejo en el área de estudio ( $p = 0,75$ ).

Variables	% Cambio poblacional gato montés
Cobertura de pasto	0,15
Cobertura de cultivo	0
Cobertura de matorral	-0,22
Cobertura forestal	-0,04
Cobertura urbana	-0,16
Relieve	-0,15
Cursos de agua	-0,12
ACP factor 1	-0,07
ACP factor 2	-0,16
% Cambio poblacional conejo	-0,05

**Tabla 3.** Correlaciones de Pearson de las variables consideradas en este estudio con el porcentaje de cambio poblacional del gato montés ( $n = 39$ ). Ninguna correlación es estadísticamente significativa.

## Discusión

Este trabajo recoge los resultados de la primera estimación objetiva, a través de una metodología cuantitativa y estandarizada, de la tendencia poblacional del gato montés a escala regional en una zona de España central. A la luz de los resultados obtenidos puede afirmarse que durante los últimos años la población de gato montés en la región ha permanecido estable, ya que el número de lugares con presencia de la especie ha sido el mismo en ambos periodos de tiempo, y no se encontraron diferencias significativas en los índices medios de abundancia entre los dos muestreos. El resultado coincide, para un periodo de tiempo parecido, con el encontrado para la especie en la provincia de Granada (Barea-Azcón *et al.*, 2004), pero a falta de más información en otras regiones españolas no es posible saber si esta estabilidad es generalizable al resto de la península.

No obstante, la estabilidad regional observada es fruto del dinamismo de las poblaciones a escala local, donde sí se encontraron diferencias, tanto en presencia de la

especie en los diferentes lugares como en los respectivos índices de abundancia. Así, el gato montés sufrió aparentemente extinciones locales en seis lugares, mientras que apareció en otros seis lugares (aparentes colonizaciones) en donde anteriormente no fue encontrado. De esta manera, las desapariciones y disminuciones de abundancia en ciertos lugares pueden ser compensados a escala regional con las colonizaciones e incrementos de abundancia en otras áreas.

En relación con el hábitat puede resultar sorprendente que la mitad de los lugares con presencia de gato montés en el área de estudio se correspondan con zonas esteparias de uso agrícola, e incluso que sean colonizadas con el tiempo por la especie. Aunque es cierto que en la región los mosaicos de matorral y pastizal son el hábitat preferido del gato montés (Lozano *et al.*, 2003), y que la especie prefiere éstos y las zonas forestales a las áreas cultivadas (Lozano, datos no publicados), también es cierto que la especie puede vivir de hecho en gran variedad de hábitats diferentes aunque las poblaciones sean de menor densidad, incluyendo las áreas esteparias (Stahl y Leger, 1992).

En realidad, el tipo de hábitat y su estructura parece no ser muy importante para explicar la distribución y abundancia del gato montés (Lozano *et al.*, 2003), siendo más bien la disponibilidad trófica probablemente el factor natural determinante (Easterbee *et al.*, 1991; Urra, 2003; Lozano *et al.*, 2007), y la práctica del control de predadores en zonas de caza menor uno de los factores antrópicos más importantes (Virgós y Travaini, 2005). Así, no es de extrañar que el gato montés pueda encontrarse en ciertas densidades en las estepas cultivadas con presencia de conejo y roedores (sus presas principales, véase Lozano *et al.*, 2006). Además, la existencia de pequeñas manchas arboladas o de matorral cercanas a los cultivos puede incrementar la abundancia de presas y aportar refugio para el gato montés, favoreciendo así el asentamiento de la especie en este tipo de hábitat. Por otra parte, el hecho de que las variaciones poblacionales observadas del gato montés en la región, entre los dos periodos de tiempo considerados, no muestren relación alguna con el tipo de hábitat y las variables de paisaje, constituye precisamente una prueba más de la escasa influencia del hábitat y su estructura en la presencia, abundancia y dinámica de la especie.

La comparación de las tendencias de población de gato montés y conejo indicó que, a escala regional, dichas tendencias no estuvieron asociadas. A pesar de la

naturaleza correlacional de este estudio, y de haber considerado todos los datos de variación poblacional en conjunto en solo dos periodos de tiempo, este resultado puede ser considerado como una evidencia preliminar, a la escala e intervalo de densidades examinada, de la inexistencia de regulación o efecto limitante del gato montés sobre las poblaciones de conejo. De hecho, este es el primer intento de describir el potencial efecto limitante de la predación del gato montés sobre su presa facultativa preferida (Malo *et al.*, 2004; Lozano *et al.*, 2006).

Según la hipótesis del “excedente condenado” (Errington, 1946) el gato montés predaría solamente sobre un excedente de las poblaciones de conejo, que de otra manera desaparecería igualmente por otras causas sin contribuir al tamaño efectivo de población, de tal manera que la predación ejercida por el gato montés sería un factor de mortalidad compensatoria y las poblaciones de conejo no verían limitada su capacidad de crecimiento. Siendo así, las diferentes variables poblacionales de ambas especies (densidad, índices de abundancia, tasa de crecimiento, tendencias de población, etc) no se encontrarían correlacionadas (véase Banks, 1999).

La hipótesis alternativa de la regulación (Boutin, 1995; Korpimäki y Krebs, 1996; Sinclair y Pech, 1996; Moorhouse *et al.*, 2003) supone sin embargo que la predación del gato montés no se ejerce sobre un excedente de producción, y por tanto se añade (efecto aditivo) a otras causas de mortalidad afectando negativamente a las poblaciones de conejo, cuyo crecimiento se vería limitado o impedido. Así, la acción del predador regularía la dinámica poblacional del conejo, que se manifestaría estadísticamente en una correlación negativa entre las distintas variables poblacionales del predador y la presa (Banks, 1999).

La naturaleza compensatoria o aditiva de la predación es un elemento clave a considerar en la evaluación de ciertos conflictos en conservación (Reynolds y Tapper, 1996; Valkama *et al.*, 2005). La hipótesis de que los predadores regulan en general las poblaciones de sus presas limitando su crecimiento, a través de un efecto aditivo de la mortalidad producida, ha justificado la práctica del control de predadores con el que se busca beneficiar la productividad de las especies presa de valor cinegético y así obtener un mayor rendimiento económico (Reynolds y Tapper, 1996; Virgós y Travaini, 2005). Por tanto, la correcta identificación de la naturaleza de la predación es crucial para la

aplicación de una correcta y bien informada gestión cinegética, especialmente cuando varias especies amenazadas pueden verse afectadas por las actuaciones realizadas.

Los resultados de nuestro trabajo, al no encontrar correlación poblacional entre gato montés y conejo, se suman a los de otros estudios recientes en los que, por ejemplo, la reducción de zorros (Banks, 1999), de urracas (Herranz, 2001) o de múltiples predadores (Kauhala *et al.*, 2000; Keedwell *et al.*, 2002), no produjeron los efectos predichos por la hipótesis de la regulación y deseados por los gestores de las fincas cinegéticas (esto es, el incremento de las poblaciones presa). De esta manera, la hipótesis del “excedente condenado” de Errington surge nuevamente como una importante alternativa a la hipótesis de la regulación (véase para profundizar en la argumentación Banks, 1999), después de haber sido rechazada y abandonada durante mucho tiempo (Sinclair y Pech, 1996), poniendo además seriamente en cuestión la necesidad y utilidad del control de predadores como herramienta de gestión cinegética.

### **Agradecimientos**

Vaya mi más sincero agradecimiento a todas las personas que participaron y colaboraron de alguna forma en los muestreos de campo del Periodo 1, que sirvieron de base para la realización de este trabajo, y especialmente a Jorge G. Casanovas, Dani L. Huertas y Aurelio F. Malo.

### **Bibliografía**

- Banks, P.B. (1999). Predation by introduced foxes on native bush rats in Australia: do foxes take the doomed surplus? *Journal of Applied Ecology* 36: 1063-1071.
- Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E., Moleón, M., Gil-Sánchez, J.M., Virgós, E. y Chiroso, M. (2004). Distribución de los mamíferos carnívoros en la provincia de Granada. *Acta Granatense* 3: 43-53.



- Barker, R. J. y Sauer, J.R. (1992). Modeling population change from time series data. En: McCulloch, D.R. y Barrett, R. (eds), pp. 182-194. Wildlife 2001: populations. Elsevier, New York.
- Boutin, S. (1995). Testing predator-prey theory by studying fluctuating populations of small mammals. *Wildlife Research* 22: 89-100.
- Council of Europe (1993). Seminar on the biology and conservation of the wildcat (*Felis silvestris*). Nancy, France, 23-25 September 1992. Council of Europe, Strasbourg.
- Easterbee, N., Hepburn, L.V. y Jefferies, D.J. (1991). Survey of the status and distribution of the wildcat in Scotland, 1983-1987. Nature Conservancy Council for Scotland, Edinburgh.
- Errington, P.L. (1946). Predation and vertebrate populations. *Quarterly Review of Biology* 21: 144-177.
- Fewster, R.M., Buckland, S.T., Siriwardena, G.M, Baillie, S.R. y Wilson, J.D. (2000). Analysis of population trends for farmland birds using generalized additive models. *Ecology* 81: 1970-1984.
- Gil-Sánchez, J.M., Valenzuela, G. y Sánchez, J.F. (1999). Iberian wild cat *Felis silvestris tartessia* predation on rabbit *Oryctolagus cuniculus*: functional response and age selection. *Acta Theriologica* 44: 421-428.
- Graham, M.H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809-2815.
- Herranz, J. (2001). Efectos de la depredación y del control de predadores sobre la caza menor en Castilla-La Mancha. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.

- IUCN (2001). IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, United Kingdom.
- IUCN (2006). 2006 IUCN Red List of Threatened Species. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Kauhala, K., Helle, P. y Helle, E. (2000). Predator control and the density and reproductive success of grouse populations in Finland. *Ecography* 23: 161-168.
- Keedwell, R.J., Maloney, R.F. y Murray, D.P. (2002). Predator control for protecting kaki (*Himantopus novaezelandiae*) - lessons from 20 years of management. *Biological Conservation* 105: 369-374.
- Klar, N., Fernández, N., Kramer-Schadt, S., Herrmann, M., Trinzen, M., Büttner, I. y Niemitz, C. (2008). Habitat selection models for European wildcat conservation. *Biological Conservation* 141: 308-319.
- Kitchener, A.C., Yamaguchi, N., Ward, J.M. y Macdonald, D.W. (2005). A diagnosis for the Scottish wildcat (*Felis silvestris*): a tool for conservation action for a critically-endangered felid. *Animal Conservation* 8: 223-237.
- Korpimäki, E. y Krebs, C.J. (1996). Predation and population cycles of small mammals. *Bioscience* 46: 754-764.
- Lecis, R., Pierpaoli, M., Birò, Z.S., Szemethy, L., Ragni, B., Vercillo, F. y Randi, E. (2006). Bayesian analyses of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci. *Molecular Ecology* 15: 119-131.
- Lozano, J., Virgós, E., Malo, A.F., Huertas, D.L. y Casanovas, J.G. (2003). Importance of scrub-pastureland mosaics on wild-living cats occurrence in a Mediterranean area: implications for the conservation of the wildcat (*Felis silvestris*). *Biodiversity and Conservation* 12: 921-935.

- Lozano, J., Moleón, M. y Virgós, E. (2006). Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. *Journal of Biogeography* 33: 1076-1085.
- Lozano, J., Virgós, E., Cabezas-Díaz, S. y Mangas, J.G. (2007). Increase of large game species in Mediterranean areas: Is the European wildcat (*Felis silvestris*) facing a new threat? *Biological Conservation* 138: 321-329.
- Malo, A.F., Lozano, J., Huertas, D.L. y Virgós, E. (2004). A change of diet from rodents to rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Is the wildcat (*Felis silvestris*) a specialist predator? *Journal of Zoology, London* 263: 401-407.
- McOrist, S. y Kitchener, A.C. (1994). Current Threats to the European Wildcat, *Felis silvestris*, in Scotland. *Ambio* 23: 243-245.
- Moorhouse, R., Greene, T., Dilks, P., Powlesland, R., Moran, L., Taylor, G., Jones, A., Kneeghtmans, J., Wills, D., Pryde, M., Fraser, I., August, A. y August, C. (2003). Control of introduced mammalian predators improves kaka *Nestor meridionalis* breeding success: reversing the decline of a threatened New Zealand parrot. *Biological Conservation* 110: 33-44.
- Palomo, L. J., Gisbert, J. y Blanco, J. C. (2007). Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad – SECEM – SECEMU, Madrid.
- Pierpaoli, M., Birò, Z.S., Herrmann, M., Hupe, K., Fernandes, M., Ragni, B., Szemethy, L. y Randi, E. (2003). Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology* 12: 2585-2598.
- Reynolds, J.C. y Tapper, S.C. (1996). Control of mammalian predators in game management and conservation. *Mammal Review* 26: 127-156.

- Rivas-Martínez, S. (1982). Mapa de las series de vegetación de la provincia de Madrid (1:200 000). Diputación provincial de Madrid, Servicio forestal y medio ambiente, Madrid.
- Sinclair, A.R.E. y Pech, R.P. (1996). Density dependence, stochasticity, compensation, and predator regulation. *Oikos* 75: 164-173.
- Stahl, P. y Artois, M. (1991). Status and Conservation of the wild cat (*Felis silvestris*) in Europe and around the Mediterranean rim. Council of Europe, Strasbourg.
- Stahl, P. y Leger, F. (1992). Le chat sauvage (*Felis silvestris*, Schreber, 1777). Encyclopédie des Carnivores de France (ed. by M. Artois and H. Maurin). Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères (S.F.E.P.M.), Bohallard, Puceul.
- StatSoft (2001). STATISTICA® for Windows. Version 6.0 [computer program] StatSoft Inc. Tulsa, Okla.
- Sunquist, M. y Sunquist, F. (2002). Wild cats of the world. The University of Chicago Press, Chicago.
- Thomas, L. y Martin, K. (1996). The importance of analysis method for Breeding Bird Survey population trend estimates. *Conservation Biology* 10: 479-490.
- Underwood, A.J. (1996). Experiments in ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Urra, F. (2003). El gato montés en Navarra: Distribución, ecología y conservación. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Valkama, J., Korpimäki, E. y Arroyo, B. (2005). Birds of prey as limiting factors of gamebird populations in Europe: a review. *Biological Reviews* 80: 171-203.

- Virgós, E., Cabezas-Díaz, S., Malo, A.F., Lozano, J. y Huertas, D.L. (2003). Factors shaping European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance in continuous and fragmented populations in central Spain. *Acta Theriologica* 48: 113-122.
- Virgós, E. y Travaini, A. (2005). Relationship between Small-game Hunting and Carnivore Diversity in Central Spain. *Biodiversity and Conservation* 14: 3475-3486.
- Yamaguchi, N., Kitchener, A.C., Driscoll, C.A., Ward, J.M. y Macdonald, D.W. (2004). Craniological differentiation amongst wild-living cats in Britain and southern Africa: natural variation or the effects of hybridisation? *Animal Conservation* 7: 339-351.
- Zar, J.H. (1984). Biostatistical Analysis. Second Edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

# DISCUSIÓN

---

A pesar de que se venía considerando al gato montés como una especie típicamente forestal, cuyo hábitat preferido y por tanto clave para su conservación en Europa sería el bosque (exceptuando quizá el caso de Escocia), los resultados de la presente Tesis apuntan claramente en una dirección distinta. El estudio realizado a escala regional, en la provincia de Madrid y sus alrededores inmediatos, sobre la abundancia de gato montés en relación a las características del hábitat (capítulo 1), reveló en primer lugar que no había en realidad diferencias entre tipos de hábitats considerados de forma categórica (encinares y matorral mediterráneo, bosques de roble o pinares de montaña), sino que la abundancia de la especie dependía más bien de la estructura interna del medio, tanto a nivel de microhábitat como a nivel de paisaje.

En segundo lugar, el modelo de abundancia de gato montés obtenido indica que la especie fue más abundante en las áreas de mosaico constituídas por matorral y pastizales en comparación con las zonas forestales. El estudio realizado en el Parque Nacional de Monfragüe (capítulo 4) encontró de nuevo que la variable de la estructura del hábitat que más claramente se relaciona con la abundancia de gato montés es el matorral. Por lo tanto, no es cierto que la especie se vincule especialmente con el medio forestal, aunque es indudable que los bosques son un medio más en los que se puede encontrar a la especie. En todo caso, la variable estructural clave para la conservación del gato montés sería más bien el matorral, excepto en aquellos hábitats donde el estrato arbustivo sea inexistente. En definitiva, que la hipótesis de la preferencia por los bosques sea errónea explica en muchos lugares la presencia del felino a pesar de la escasa cobertura arbórea, y particularmente la preferencia y abundancia de gatos monteses en las áreas deforestadas de Escocia, que dejaría así de ser una excepción para reflejar los requerimientos ecológicos generales de la especie.

Por tanto, parece que el gato montés prefiere hábitats en mosaico (medios heterogéneos), con zonas abiertas y desarboladas donde poder cazar (pudiendo ser estas zonas pastizales, cultivos, barbechos, matorral aclarado, grandes claros de bosque, etc), y zonas que por su estructura ofrezca refugio suficiente para descansar y traer al mundo a las crías (matorral denso, zonas arboladas, roquedos, etc). De los elementos estructurales

del medio, el matorral, además de ofrecer refugio, es un medio particularmente rico en presas potenciales, lo que podría explicar que sea la variable de hábitat que más se asocia con la abundancia de gato montés. Por ejemplo, las áreas que combinan matorral y pastos constituyen también el hábitat del conejo de monte, una de las presas principales del felino (capítulos 2 y 3). De hecho, la abundancia del lagomorfo es un factor más (añadido a los elementos estructurales del hábitat) que se asocia positivamente con la abundancia de gato montés (capítulos 1 y 4), pudiendo llegar incluso el predador a triplicar su abundancia en las áreas con presencia de conejo (capítulo 4).

La importancia del conejo de monte para la abundancia del gato montés no resulta extraña si se consideran también los resultados obtenidos en los estudios de dieta que se muestran en la Tesis. En el trabajo realizado en la provincia de Madrid, donde se comparó la aportación de los roedores a la dieta del gato montés en zonas con conejo y sin conejo (capítulo 2), resultó que el consumo de roedores en las áreas con presencia del lagomorfo era la mitad que en las zonas donde no había conejo. En ausencia del lagomorfo el consumo de roedores fue constante a lo largo del año, pero sin embargo en las zonas con presencia de conejo el gato montés varió su dieta según las estaciones, comiendo más conejo y menos roedores en verano y al revés en invierno, según la abundancia de conejo (y la facilidad de su captura) en función de su ciclo anual. Así, se pudo comprobar que a escala regional el conejo desplaza a los roedores en la dieta del gato montés.

Además, el mismo patrón se observa a escala biogeográfica cuando se compara la dieta del gato montés europeo en toda su área de distribución euroasiática (capítulo 3), concluyendo con ambos estudios que la especie no es un especialista trófico en roedores, sino más bien un predador que se especializa facultativamente en el consumo de conejo si el lagomorfo está disponible en el medio, y alimentándose de roedores como presas principales si no lo está.

No obstante, el gato montés también puede comportarse como un generalista trófico cuando no encuentra ni conejo ni suficiente abundancia de roedores, completando



su dieta a base de incrementar el consumo de otras presas alternativas, como insectívoros (musarañas y topos), reptiles y diversos invertebrados (fundamentalmente artrópodos), también según su disponibilidad espacio-temporal (capítulo 2). La incorporación a la dieta de estos recursos alternativos hace que la diversidad trófica del gato montés varíe estacional y geográficamente: por ejemplo, la dieta es dos veces más variada en verano que en invierno, excepto cuando el conejo predomina en ella, lo que indica también la importancia de este recurso trófico para el felino.

Se ha podido determinar también que, en general y a escala continental (capítulo 3), la diversidad trófica del gato montés es mayor en la Región Mediterránea y en las latitudes bajas, donde los reptiles y los artrópodos son más abundantes. En las latitudes altas existe un mayor consumo de liebres y de grandes roedores respecto a las regiones meridionales, pero en general la dieta en esas zonas es poco diversa, dominando en ella los pequeños roedores. Otro patrón biogeográfico interesante en la dieta del gato montés que se describe en la Tesis es que, dentro del grupo de los roedores, la contribución de las especies de la subfamilia de los microtininos es mayor en las latitudes altas, mientras que las pertenecientes a la subfamilia murinos acaban predominando en latitudes bajas.

Por otra parte, y reconocida la importancia de conejos y roedores para el gato montés (capítulos 2 y 3), se ha descrito en la presente Tesis un nuevo tipo de amenaza para la especie, responsable de la disminución de sus poblaciones en base a la escasez de presas, y relacionada por un lado con la gestión de la caza mayor y por otro con la interacción competitiva entre especies herbívoras (capítulo 4). Se ha podido comprobar en el Parque Nacional de Monfragüe, donde existe una abundante población de ciervos y jabalíes, que la abundancia del gato montés disminuyó más de seis veces donde la abundancia de estos ungulados fue mayor. De hecho, la abundancia de conejo se asoció también negativamente a la de los ungulados, y en las áreas donde el conejo estaba ausente la abundancia media del felino cayó un 61,5%.

Parece por tanto que la excesiva densidad de ciervo y jabalí, favorecida en los cotos de caza mayor para obtener un mayor rendimiento económico, puede acabar con las

poblaciones presa del gato montés o limitarlas en gran medida (tanto en el caso del conejo como en el de los roedores, que compiten desventajosamente con los grandes ungulados), y dejar así sin alimento a las poblaciones locales del predador, que verían disminuir su abundancia y podrían llegar incluso a desaparecer. Dado que los resultados presentados en la Tesis proceden de un estudio correlacional, en el que además no se estimó la abundancia de roedores, quedaría por confirmar con una aproximación más experimental las relaciones entre especies aquí descritas, incluyendo medidas de la densidad de roedores, y establecer el nivel máximo de abundancia (valor umbral) de ungulados que los diferentes tipos de hábitats pueden soportar sin afectar negativamente a las poblaciones de herbívoros más pequeños, y por consiguiente sin poner en peligro a las poblaciones de los predadores que, como el gato montés, dependen de ellos.

Desde el punto de vista de la conservación del gato montés, y en base a los resultados de la presente Tesis, serían entonces tres los aspectos más novedosos a considerar para la gestión de sus poblaciones. Por un lado, en aquellos lugares con una carga excesiva de ungulados (tanto silvestres como domésticos) habría que tomar medidas para reducir su densidad en el medio (capítulo 4). En el caso de que el incremento excesivo en la abundancia de ungulados silvestres no se deba en principio a causas antrópicas directas (es decir, aumento artificial de la densidad de ungulados con fines cinegéticos) habría que estudiar los factores asociados a dicho incremento, y las posibles actuaciones a realizar para restaurar los valores óptimos de densidad poblacional. Por otro lado, la recuperación de las poblaciones de conejo allí donde el lagomorfo desapareció, o donde disminuyó notablemente su densidad, repercutiría positivamente sobre la abundancia del gato montés (capítulos 1 y 4). Y en tercer lugar, la gestión del paisaje debería favorecer la formación y mantenimiento de medios heterogéneos, particularmente de los mosaicos constituidos por matorral y pastos, que se asocian con una mayor abundancia del felino (capítulo 1). Además, las grandes áreas de matorral mediterráneo deben ser protegidas como hábitat clave del gato montés (de mayor importancia que las masas boscosas en este caso), y evitar la destrucción masiva del matorral provocada tanto por la construcción de infraestructuras, como por la política forestal para la prevención de incendios, que considera a este importante hábitat natural

simplemente como un medio de escaso valor ecológico que no hace más que favorecer la propagación de las llamas.

Por último, los datos disponibles hasta el momento y presentados en la Tesis indican que durante la última década la población de gato montés ha permanecido estable en la región madrileña, aunque sí se han registrado variaciones en la abundancia del felino a escala local (capítulo 5). Sin embargo, dichas variaciones no han estado asociadas ni a las características del paisaje, ni a las variaciones locales de abundancia de conejo. Queda por determinar qué factores serían los responsables de los cambios registrados, así como realizar un seguimiento regular y a gran escala de la especie, para conocer con mayor detalle la tendencia continua de sus poblaciones.

# CONCLUSIONES

---

- El gato montés fue más abundante a escala de paisaje en los mosaicos formados por matorral y pastizal, siendo el matorral además la variable de hábitat más claramente asociada con la especie en todas las escalas espaciales.
- Por tanto, se rechaza la hipótesis de que el hábitat forestal sea el preferido por el gato montés, y se identifica al matorral como un elemento estructural del medio clave para la especie.
- La abundancia de gato montés se asocia también positivamente con la presencia y abundancia de conejo de monte.
- La presencia de conejo de monte desplaza a los roedores en la dieta del gato montés, tanto a escala regional como a escala biogeográfica, aunque en ausencia de conejo los roedores dominan la dieta.
- Por tanto, se rechaza la hipótesis de que el gato montés sea un especialista trófico en roedores, comportándose más bien como un especialista trófico facultativo, con preferencia del conejo sobre los roedores.
- La diversidad trófica del gato montés, a escala biogeográfica, es mayor en las áreas de la Región Mediterránea por la inclusión de presas alternativas como conejo e invertebrados. En general se observa una cierta tendencia en la especie a aprovechar los diferentes recursos tróficos en función de su disponibilidad en toda su área de distribución.
- El gato montés fue menos abundante en zonas con una elevada carga de ungulados (ciervo y jabalí), donde también existió una menor presencia y abundancia de conejo, por lo que una excesiva densidad de ungulados se postula como una amenaza añadida para la especie, debido probablemente a la disminución de recursos tróficos que los ungulados causan por su actividad.

- La población de gato montés ha permanecido estable a escala regional en el área estudiada (Madrid y norte de Toledo) aproximadamente durante la última década.
- Las variaciones locales de población del gato montés registradas no tuvieron relación ni con las características de hábitat ni con la dinámica poblacional del conejo. Así, con los datos existentes y de forma preliminar, no puede apoyarse la hipótesis de que el gato montés haya regulado la población de conejo en la región.